Tratado de Botánica

Hill - Overholts
Popp - Grove

Escaneado con CamScanner

TRATADO DE BOTANICA

POR

J. Ben Hill, Lee O. Overholts, Henry W. Popp y Alvin R. Grove Jr.

Esta primera edición española ha sido traducida de la tercera edición americana de 1960 completamente puesta al día, la cual registra los últimos cambios y progresos obtenidos en el campo de la Botánica en estos últimos años. Así se estudian las células vegetales antes de considerar la coloración de los vegetales y sus pigmentos. Se ha dado mayor extensión al estudio del metabolismo con lo cual podemos estudiar, de una manera racional, la fisiología de los órganos vegetales cuando ya se han visto su estructura y morfología. La digestión, respiración y fermentación se consideran inmediatamente después del estudio de las semillas y plántulas, puesto que pueden ponerse fácilmente de manifiesto mediante semillas en germinación. Igualmente se hace resaltar, en lo posible, la importancia económica de las plantas o de ciertas partes de las mismas.

El radio de acción de esta obra es muy extenso; este texto puede utilizarse como curso completo para estudiantes que no tengan que seguir en el estudio de esta ciencia y también como base para pasar a toda clase de estudios ulteriores, ya más especializados, de Botánica y materias afines.

La exposición del libro es muy clara y está valorada con más de cuatrocientas figuras que ilustran de una manera diáfana y precisa el contenido del texto.

Los autores pertenecen al Departamento [illegible] y Patología Vegetal de la Universidad del Estado de Pennsylvania y a la Estación Agrícola Experimental del mismo Estado.

BIBLIOTECA

Escaneado con CamScanner

TRATADO DE BOTANICA

Escaneado con CamScanner

El Gran Árbol de Tule, Taxodium mucronatum Ten. Este árbol, denominado *sabina* por los españoles, y al que corresponde el nombre azteca de *ahuehuete*, es el árbol nacional de Méjico y se encuentra en estado natural o cultivado en la mayoría de los Estados de la República de Méjico. Árboles pertenecientes a esta especie se encuentran en las plazas de las ciudades, así como en los jardines y parques de Méjico, muchos de los cuales fueron plantados por los reyes aztecas hace más de 500 años, mucho antes de la llegada de Cortés. Este ejemplar, el «árbol grande», se encuentra en el patio de una iglesia en el pueblo de Santa María del Tule, cerca de Oaxaca, a unos 547 km al sudeste de la ciudad de Méjico. Chamberlain lo considera como «quizás el árbol más notable del mundo». Alcanza una altura de unos 50 m, con un diámetro de cerca de 15 m. Su edad se estima en alrededor de 2000 años. *(Fotografía del Dr. Charles J. Chamberlain, anterior al año 1910, cortesía del Chicago Natural History Museum, Chicago, Ill.)*

Escaneado con CamScanner

TRATADO DE
BOTANICA

J. BEN HILL - LEE O. OVERHOLTS
HENRY W. POPP - ALVIN R. GROVE, jr.

Del Departamento de Botánica y Patología Vegetal
de la Universidad del Estado de Pennsylvania
y de la Estación Agrícola Experimental del Estado de Pennsylvania

Traducción de la tercera edición americana por el

Dr. JOSE PONS ROSELL

Catedrático de la Universidad de Oviedo

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tecno 250 - Magdalena

EDICIONES OMEGA, S. A.
CASANOVA, 220
BARCELONA

Escaneado con CamScanner

La edición original de esta obra ha sido publicada en inglés por la editorial *McGraw-Hill Book Company, Inc.*, de Nueva York, con el título

BOTANY, A TEXTBOOK FOR COLLEGES

Núm. Registro: 399-1964

Depósito legal: B. 2092-1964

© *Ediciones Omega, S. A., Barcelona, 1964*

Printed in Spain

Impreso en España

Impreso en GRAFICAS CONDAL - Clot, 102-104 - Barcelona

Escaneado con CamScanner

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tecno 250 - Mogdalena

Introducción

El uso constante de este libro de texto y los múltiples cambios y progresos registrados en el campo de la Botánica desde que apareció la segunda edición, han hecho necesaria la presente revisión del mismo. Siguiendo las sugerencias de nuestros colegas del Departamento de Botánica y Fitopatología de la Universidad del Estado de Pensilvania, así como las de los usuarios de las anteriores ediciones en otras instituciones, hemos modificado en algunos casos el orden de los capítulos, reducido la extensión de algunas materias y ampliado la de otras. Así, estudiamos las células vegetales antes de considerar la coloración de los vegetales y sus pigmentos. Hemos trasladado el apartado dedicado a la división celular al capítulo correspondiente a las raíces debido a que el estudio de dicho fenómeno se realiza generalmente en los extremos de las mismas y también porque el estudiante ha adquirido ya al tratar de ellas la adecuada experiencia en el manejo del microscopio.

Continuamos separando el metabolismo en dos capítulos porque ello permite el estudio de la fisiología de los órganos vegetales cuando se han visto ya su estructura y morfología y también porque es más apropiado en el laboratorio de botánica general realizar en este momento algunos experimentos fisiológicos. Así la fotosíntesis y la síntesis de alimentos en general se estudian en relación con las hojas. La digestión, respiración y fermentación se consideran inmediatamente después del estudio de las semillas y plántulas, puesto que pueden ponerse fácilmente de manifiesto mediante semillas en germinación.

El estudio detallado de la reproducción en las plantas con flores se ha llevado al capítulo destinado a las flores. El capítulo dedicado a la herencia se ha adelantado con el propósito de que pueda estudiarse poco después de que han sido vistas las flores, frutos y semillas. Este capítulo comprende asimismo el estudio de la meiosis.

Los capítulos 1, 2, 10, 12, 14 al 17, 19 y 20 han vuelto a escribirse completamente de nuevo, y todos los demás han sido modificados sustancialmente. Hemos añadido nuevas secciones dedicadas a la ecología vegetal y a la taxonomía y se han ampliado y puesto al día los apartados en que se estudian la

Escaneado con CamScanner

fotosíntesis, la respiración, la fermentación y otros procesos fisiológicos. El capítulo dedicado anteriormente a las bacterias, mixomicetos y hongos se ha dividido en dos nuevos capítulos y se ha revisado por completo. Hemos eliminado el capítulo dedicado a las familias de plantas con flores porque sólo podrían considerarse unas pocas familias representativas.

Se han eliminado unas sesenta y cinco figuras de la edición anterior, añadiéndose, en cambio, más de un centenar de nuevas figuras. Cuando se ha juzgado necesario se han mejorado las figuras restantes. Los autores están muy agradecidos a las diversas personas que les han ayudado en la preparación de las ilustraciones o que les han proporcionado fotografías. Su agradecimiento se expresa individualmente en relación con cada figura proporcionada. Además, los autores desean expresar su particular agradecimiento a las siguientes personas, cada una de las cuales ha realizado un número considerable de dibujos: señora Elsie M. McDougle, señora Edna Stamy Fox, doctora Helen D. Hill, señorita Florence Brown, Ernest Geiswite, Christian Hildebrandt y Otto E. Schultz. Están igualmente agradecidos al doctor D. A. Kribs por las múltiples y excelentes microfotografías que realizó para este libro, a Robert Phipps por su ayuda en la obtención de fotografías, y a las siguientes personas que prestaron figuras: Al doctor A. J. Eames y al doctor L. H. McDaniels por las figuras 4-19, 8-14 y 8-26; al doctor J. E. Weaver por la figura 6-5; al doctor Gilbert M. Smith por las figuras 15-12 a 15-15, 15-20 y 15-22; al doctor F. D. Kern por las figuras 1-2, 1-7, 1-11, 1-15, 1-16, 4-20, 8-7, 8-8, 8-15, 10-17, 12-2 y 12-3; al doctor Henry M. Cathey por la figura 9-4; a G. F. Johnson, G. H. Berggren y J. O. Dutt por la figura 9-5; a C. J. Noll por la figura 9-6; a la General Biological Supply House, Inc., por la figura 15-19; al doctor Harry C. Fink por la figura 17-8; al doctor J. S. Boyle por las figuras 16-3 y 16-4; al doctor H. B. Couch y al doctor A. H. Gold por la figura 16-5; y al doctor Chas J. Chamberlain por el frontispicio y por varias figuras de cicadíneas.

Los autores están especialmente agradecidos a la doctora Helen D. Hill por su valiosa crítica y por su infatigable ayuda en la preparación del manuscrito; a la señorita Florence Brown por su crítica y ayuda constante en la preparación de la primera edición; a la doctora Katherine Esau por sus sugerencias sobre anatomía; al doctor Wallace E. White por su ayuda en cuestiones forestales; al doctor C. L. Fergus por su estimable crítica y su colaboración en la nueva redacción del capítulo sobre hongos; al doctor John S. Boyle por la ayuda prestada en lo referente a los virus; al doctor George Fritz por su colaboración en la revisión de la fisiología vegetal; a los doctores Paul Grun, Arne Hovin y J. E. Wright por su ayuda en los capítulos sobre células vegetales y sobre herencia; al señor y a la señora Ross B. Lehman, señora Caroline A. Grove y señorita Hazel Hurley por su colaboración en el manuscrito; a los doctores L. R. Kneebone, J. A. Kovar, C. J. Hillson, y Walter Westerfeld, y a otros miembros del Departamento de Botánica y Fitopatología de la Universidad del

Escaneado con CamScanner

Estado de Pensilvania que nos han brindado muchas críticas constructivas y sugerencias.

Son también deudores de las siguientes personas, que se han encargado de la lectura de partes del manuscrito o que aportaron su contribución de una u otra forma en las ediciones anteriores: doctores W. M. Atwood, A. R. Bechtel, E. F. Castetter, R. A. Dutcher, M. W. Eddy, H. M. Fitzpatrick, Julia M. Haber, C. O. Jensen, J. P. Kelly, F. D. Kern, P. J. Kramer, E. J. Kraus, G. W. Martin, F. G. Merkle, W. R. Mills, L. C. Petry, J. W. Sinden, G. M. Smith, P. W. Stone, P. D. Strausbaugh, W. R. Taylor, H. A. Wahl y C. C. Wernham.

Puesto que todos estos colegas nos han brindado generosamente sus sugerencias y ayuda, sólo los autores son responsables de cualquier deficiencia o error contenido en el texto.

J. Ben Hill
Henry W. Popp
Alvin R. Grove, Jr.

Escaneado con CamScanner

Escaneado con CamScanner

Índice

Págs.

INTRODUCCIÓN 5

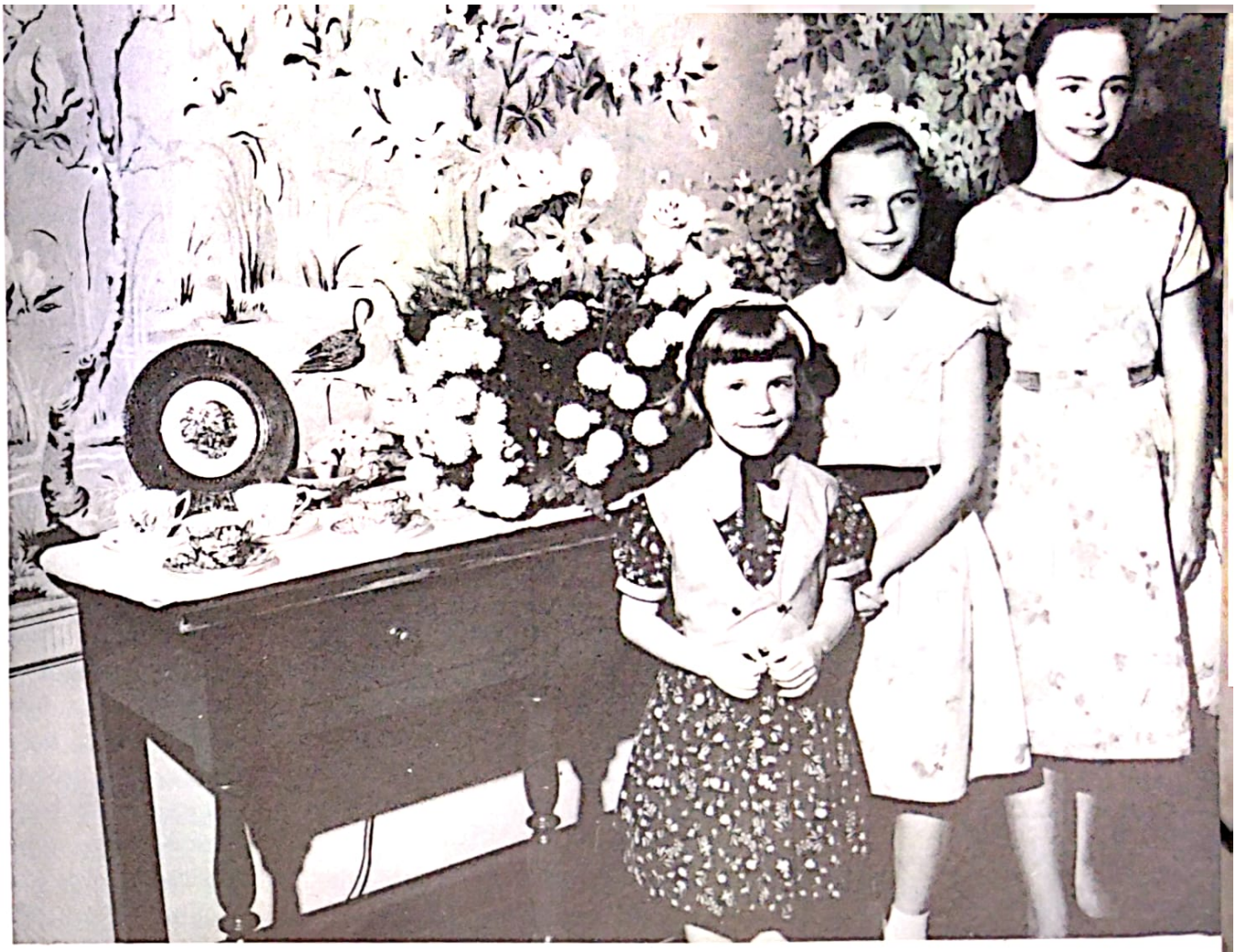
1. El reino vegetal; su distribución e importancia 11
2. Plantas celulares 33
3. La coloración en los vegetales. Pigmentos vegetales. 53
4. Las hojas 65
5. Metabolismo; fase anabólica; síntesis de alimentos. 107
6. Raíces 135
7. Absorción del agua y substancias inorgánicas 165
8. Los tallos 189
9. Crecimiento y movimientos 247
10. Las flores 291
11. Frutos, semillas y plántulas 321
12. Metabolismo: fase catabólica. Digestión, respiración, fermentación. 361
13. Herencia 391
14. Taxonomía vegetal; divisiones del reino vegetal 419
15. Algas 435
16. Bacterias, virus, actinomicetos, mixomicetos 491
17. Hongos 505
18. Hepáticas y musgos 563
19. Plantas vasculares. Grupos inferiores 595
20. Plantas vasculares. Grupos superiores. Plantas con semillas. . . . 635

GLOSARIO 679

ÍNDICE ALFABÉTICO 711

Escaneado con CamScanner

Escaneado con CamScanner



Motivos ornamentales de carácter vegetal aplicados a la decoración de paredes, objetos de porcelana y ropas infantiles. *(Fotografía por Robert S. Beese, Servicio Fotográfico, College of Agriculture, The Pennsylvania State University, University Park, Pa.).*

BIBLIOTECA

1. El reino vegetal; su distribución e importancia

¿Por qué estudiamos Botánica? La Botánica es la ciencia que estudia los vegetales: las diferentes clases de plantas existentes, cómo viven y crecen, cómo responden frente a sus respectivos ambientes, a qué enfermedades son susceptibles y cómo éstas pueden prevenirse y curarse, y, entre otras cosas, cómo influyen los vegetales en nuestra vida cotidiana. Aquellos que por primera vez traban conocimiento con esta materia son realmente dignos de envidia. Ante ellos va a abrirse un mundo nuevo; en él hallarán tanta belleza y complejidad en los planes y tal magnificencia en las realizaciones que inmediatamente despertará en ellos el interés y la admiración. Un estudio más amplio les revelará el vasto alcance de esta materia y les proporcionará una idea más clara de la

Escaneado con CamScanner

estrecha dependencia del hombre respecto a los vegetales y de la gran influencia que éstos han ejercido en el origen y en el progreso de la civilización.

Los vegetales no sólo nos proporcionan alimentos, ropas y abrigo, sino que también enriquecen en oxígeno el aire que respiramos, sin lo cual la vida sería imposible. Algunos de ellos, como las bacterias, causan graves enfermedades al hombre y a los animales, pero, al propio tiempo, los antibióticos, como la penicilina y otros medicamentos obtenidos igualmente de los vegetales, nos ayudan a prevenir y a curar dichas enfermedades. Los vegetales nos suministran la energía necesaria para hacer funcionar talleres y fábricas y, en muchos casos, materias primas como algodón, aceites, grasas, ceras, goma, madera, etc., que entran en la manufactura de sus productos. La mayor parte de los obreros de todo el mundo ganan su vida trabajando con vegetales o con los productos que ellos proporcionan.

Desde los albores de la historia, los vegetales han contribuido poderosamente a satisfacer las necesidades del hombre y han determinado su progreso. Probablemente uno de los hitos más significativos en la historia de la civilización fue el descubrimiento de que las semillas caídas a tierra se desarrollaban y daban lugar a plantas alimenticias. Ello requería la permanencia del hombre en un sitio determinado durante el tiempo suficiente para recolectar la cosechas, circunstancia que influyó en la constitución de los grupos sociales, lo cual a su vez condujo a una división del trabajo y al origen de los diversos oficios y profesiones. Algunas de éstas estaban ya bien desarrolladas centenares de años antes de la Era cristiana. La primitiva civilización blanca que se originó en los valles del Tigris y el Éufrates estuvo centrada alrededor del lugar considerado como la cuna del trigo. La antigua civilización china dependió del arroz, y la antigua civilización maya del hemisferio occidental surgió precisamente en el lugar de origen del maíz.

La búsqueda de vegetales alimenticios y de otras plantas útiles condujo a la exploración y descubrimiento de nuevas tierras. Basta con indicar que el intento de hallar una nueva ruta hacia la tierra donde crecían las especias fue lo que llevó a Colón al descubrimiento de América, y que la búsqueda del paso noroeste condujo a Henry Hudson y a otros a la exploración de la cuenca del río Hudson y de la mayor parte de la región oriental del Canadá, para señalar la importancia de los vegetales en el descubrimiento y desarrollo de Norteamérica. Durante el curso de estas exploraciones se hallaron muchas plantas nuevas y útiles las cuales, a su vez, influyeron poderosamente en la historia de la humanidad.

La exploración condujo a la colonización y al establecimiento de nuevas colonias y países. La rivalidad entre las naciones para la posesión de estas nuevas tierras originó las guerras. La historia mundial revela una continua lucha entre las naciones para la ocupación de los territorios donde los vegetales útiles se encontraban o podían ser cultivados. Para el logro del triunfo en estas guerras el alimento obtenido de los vegetales fue, y sigue siendo todavía, tan importante

Escaneado con CamScanner

como las municiones, pero incluso buena parte de éstas se obtiene a partir de productos vegetales. Vemos con ello cómo los vegetales han desempeñado un papel relevante en la historia de cada nación.

Además de lo indicado, los vegetales embellecen el ambiente en que vivimos y proporcionan el marco adecuado y la inspiración para algunas de las mejores obras literarias, artísticas y musicales de todo el mundo. En la Biblia abundan las referencias a los vegetales. Los poemas como *Thanatopsis* de Bryant, *Daffodils* de Wordsworth y *The Ivy Green* de Dickens y las bien conocidas canciones como *The Last Rose of Summer* de Moore, *Heidenröslein* de Goethe y *To a Wild Rose* de MacDowell, para citar únicamente unos ejemplos, estuvieron inspiradas por los vegetales. A través de los años la belleza de los vegetales ha influido a los compositores de música, así como a los autores de obras perdurables en prosa y poesía. Los motivos vegetales han tenido asimismo una amplia utilización en el arte. Las observamos en los dibujos de los libros, en los papeles de las habitaciones, en las alfombras, en las ropas, en cuadros célebres e incluso en modelos arquitectónicos.

El estudio de los vegetales llevado a cabo por parte de algunos de los más importantes hombres de ciencia ha contribuido de manera importantísima al progreso de los conocimientos humanos y a la comprensión del universo. De él han derivado un intenso incremento en la producción de cosechas, en los procesos de manufactura, en la medicina y en todas aquellas cosas que mitigan el rigor y aumentan las comodidades de la vida y elevan el nivel de vida del hombre.

En relación con estos hechos es obvio que el conocimiento general de los objetos que constituyen una parte tan importante de nuestro ambiente y juegan un papel tan preminente en nuestras vidas resulte esencial para una educación amplia. Para los estudiantes de agricultura, biología, silvicultura y ciencias naturales en general, la Botánica constituye el fundamento en que se apoyan sus conocimientos más especializados.

Aparte del valor puramente utilitario de la Botánica, el estudio de los vegetales ha constituido en el pasado la distracción más agradable y satisfactoria de abogados, banqueros, médicos y hombres de otras varias profesiones. Muchas de nuestras mejores publicaciones sobre Botánica las debemos a tales «amateurs». Estos hombres descubrieron que el interés por los vegetales abre nuevas perspectivas sobre la vida en general. Le llevan a uno hacia los campos abiertos, los prados y los bosques donde prevalecen el aire fresco y la belleza, y donde «el quieto sosiego» de la naturaleza constituye el mejor sedante para las tensiones, los temores y las luchas del hombre en el mundo actual.

Ramas de la Botánica. La Botánica es una de las principales divisiones de la biología, la ciencia de la vida. Las otras ramas de la biología son la zoología, la bioquímica, la biofísica, la psicología y las ciencias médicas. El elemento común a todas estas ramas del saber lo constituye el hecho de que todas ellas tratan de los seres vivos. Esta circunstancia pone de relieve el hecho de que los

Escaneado con CamScanner

vegetales son seres vivos y como tales tienen muchas cosas en común con las demás formas vivientes.

Para facilitar el estudio, la materia objeto de la botánica se ha dividido en varias ramas importantes. Entre éstas figuran la taxonomía, la morfología, la fisiología, la patología, la ecología, la paleobotánica y la genética vegetal. La ***taxonomía,*** o sistemática vegetal, se ocupa de la clasificación de los vegetales. La ***morfología*** estudia su forma y estructura, así como las mutuas relaciones entre las diversas partes del vegetal, y comprende el estudio de la anatomía, la citología (estudio de la célula), y la embriología. La ***fisiología*** se ocupa de los procesos vitales de los vegetales y de las funciones de los diferentes órganos y tejidos. La ***patología*** trata de las enfermedades de los vegetales; la ***ecología,*** de las relaciones de las plantas con su ambiente; la ***paleobotánica,*** o botánica fósil, de las plantas que vivieron en períodos geológicos pasados; y la ***genética vegetal,*** del estudio de la herencia en los vegetales.

Otras ramas de la botánica se ocupan del estudio intensivo de grupos aislados de vegetales. Así, la ***bacteriología*** se ocupa del estudio de las bacterias, la ***micología*** del de los hongos, la ***algología,*** de las algas y la ***briología*** del de las hepáticas y musgos.

Además de estas ramas características de la botánica, muchas de las ciencias agrícolas y de otro tipo se han originado a partir de la botánica o pueden considerarse como fundadas en la misma. Entre ellas mencionaremos la horticultura, la silvicultura, la jardinería del paisaje, la floricultura, el cultivo de plantas y, en cierto modo, la agronomía y la farmacia.

Diferentes tipos de vegetales. Una excursión a los bosques o al campo durante el verano o el otoño revela una amplia diversidad de forma y estructura en las plantas observadas. Algunas son árboles corpulentos; otras, hierbas de escaso porte o arbustos; algunas poseen hermosas flores y producen semillas, mientras que otras, como los helechos, no dan flores, reproduciéndose mediante unas diminutas estructuras denominadas esporas; algunas viven sobre la tierra, otras en el agua; algunas son gigantes, en tanto que otras son tan pequeñas que sólo pueden observarse mediante el microscopio. Tan amplias diferencias condujeron a los botánicos, hace ya muchos años, a reunir a los vegetales en diferentes grupos para facilitar su estudio. Se han utilizado muy distintos sistemas de clasificación, pero los más generalmente aceptados son los que se basan en las semejanzas fundamentales o parentescos, por lo que reciben el nombre de sistemas naturales. Según estos sistemas, el reino vegetal se subdivide en varias amplias divisiones de carácter fundamental. Cada una de ellas se subdivide a la vez en grupos apropiados. En el capítulo 14 se examinarán los sistemas de clasificación. Bastará llamar únicamente la atención aquí sobre algunos de los diferentes tipos que constituyen el reino vegetal.

Entre los vegetales de organización más sencilla, menos diferenciados estructuralmente, se encuentran las bacterias, los hongos y las algas. Estos vegetales

Escaneado con CamScanner

FIG. 1-1. Algas marinas; *Nereocystis*, alga parda, en primer término. *(Cortesía de J. W. Hotson.)*

carecen de raíces, tallos y hojas. Un organismo vegetal de este tipo recibe el nombre de ***talo.*** Los más sencillos de estos vegetales son las bacterias, la mayor parte de las cuales son unicelulares, es decir, todo su organismo está constituido por una sola célula. Por consiguiente, los individuos sólo pueden observarse con ayuda del microscopio. Comúnmente se les da el nombre de microbios. Estos organismos se encuentran presentes universalmente en el suelo, en el aire, en el agua, sobre las materias animales o vege-

FIG. 1-2. *Amanita muscaria*, seta venenosa (sector reducido de un anillo de hadas que medía unos 8 m de diámetro y contenía 144 esporóforos).

Escaneado con CamScanner

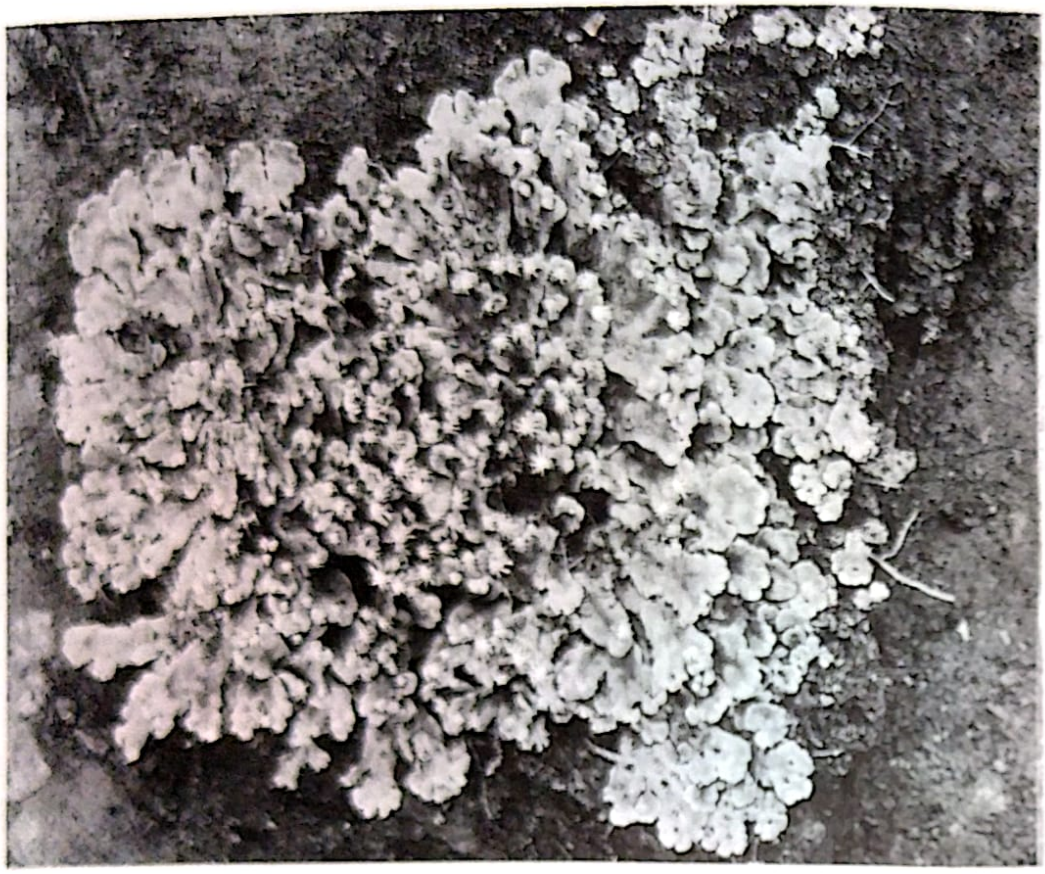


FIG. 1-3. *Marchantia polymorpha*, hepática. *(Fotografía cortesía de F. D. Kern de la obra The Essentials of Plant Biology, Harper & Brothers, Nueva York, 1947.)*

tales en descomposición o en otros organismos vivos a los que producen en ocasiones graves trastornos. Son de gran importancia para el hombre en muchos aspectos. La pulmonía, la tuberculosis, la influenza, diversas infecciones y muchas otras enfermedades sufridas por el hombre están causadas por las bacterias. Por el contrario, muchas otras bacterias son extraordinariamente beneficiosas para el hombre. Tal es principalmente el caso de las bacterias del suelo.

FIG. 1-4. *Polytrichum commune*, musgo.

Los mohos «mildius»,

Escaneado con CamScanner

levaduras, tizones, royas y setas (figura 1-2) constituyen ejemplos de hongos. Igual que las bacterias, todos los hongos carecen también de pigmentos clorofílicos de color verde esenciales para poder llevar una vida independiente, circunstancia por la cual deben obtener su alimento de otros organismos vivos o de las substancias orgánicas en descomposición. Algunos hongos, como las royas y tizones, ocacionan graves daños a las plantas cultivadas. Otros producen enfermedades a los seres humanos y a los animales. Muchos, sin embargo, proporcionan al hombre grandes beneficios. Así, las setas comestibles que se utilizan como alimento; las levaduras, de gran importancia para la fabricación de pan, cerveza y vino, y muchos de los hongos del suelo, muy importantes para la obtención de buenas cosechas. La penicilina, la aureomicina y otros antibióticos obtenidos a partir de los hongos han adquirido enorme interés en medicina.

FIG. 1-5. *Onoclea sensibilis*, helecho.

Las algas, ejemplos vulgares de las cuales son el verdín de las charcas y los sargazos, viven generalmente sumergidas en el agua o en lugares húmedos. Algunas se encuentran en el suelo y otras se desarrollan en la corteza de los árboles. Son de diferentes colores — verdes, pardas, rojas y verdeazuladas —, pero la mayoría contienen pigmentos clorofílicos verdes y son por tanto plantas independientes. Muchas de ellas son unicelulares o constituyen colonias de células. La mayoría de ellas son de estructura relativamente sencilla, aun cuando algunas algas marinas presentan una considerable diferenciación de tejidos (fig. 1-1). Las algas son económicamente importantes como alimento fundamental para toda la vida animal acuática. Constituyen además una parte importante de la flora del suelo esencial para la productividad del mismo.

Los musgos y sus parientes, las hepáticas, constituyen un grupo de vegetales que crece en los lugares húmedos de todo el mundo. Estos vegetales carecen también de raíces, tallos y hojas, en el sentido que tienen para nosotros estas estructuras en las plantas superiores. Las hepáticas (fig. 1-3) y musgos (fig. 1-4) difieren de las algas no tanto por su tamaño y apariencia como por su reproducción. Mientras que los órganos reproductores de las algas son generalmente estructuras unicelulares, las de las hepáticas y musgos son pluricelulares. Aun cuando las hepáticas, y especialmente los musgos, proporcionan considerable belleza e interés

Escaneado con CamScanner

FIG. 1-6. El abeto de Douglas (*Pseudotsuga taxifolia*), gimnosperma, en la Estación Fairchild Ranger, Lincoln National Forest, N. M. (*Fotografía por el U. S. Forest Service.*)

a los paisajes silvestres de todo el mundo, carecen de importancia económica comparados con las algas y los hongos.

Los helechos comunes y grupos asociados, como las colas de caballo, junto a los licopodios y selaginellas difieren de las algas, hongos, hepáticas y musgos en que su organismo presenta una diferenciación más elevada (figura 1-5). Poseen verdaderas raíces, tallos y hojas y un sistema vascular, o conductor, bien desarrollado. Se diferencian de las plantas superiores en que no producen flores, frutos ni semillas. Algunos de estos vegetales, especialmente los helechos, son plantas ornamentales y como tales ofrecen cierto interés económico. No obstante, en general, su valor es reducido.

Los vegetales que alcanzan mayor desarrollo y más elevada diferenciación son las plantas que producen semillas. Poseen verdaderas raíces, tallos y hojas, así como un sistema vascular o conductor altamente desarrollado. Sin embargo, su rasgo más característico es la producción de semillas. Pertenecen a este grupo la mayor parte de las plantas cultivadas, así como todos los árboles comunes, arbustos y plantas con flores con las que estamos más fa-

miliarizados. Todo vegetal que produce verdaderas semillas pertenece a este grupo.

Existen dos grupos principales de vegetales con semillas, las ***gimnospermas*** y las ***angiospermas.*** Las gimnospermas se caracterizan porque sus semillas se hallan al exterior, es decir, no están encerradas dentro de un fruto. La palabra *gimnosperma* significa precisamente «semilla desnuda». Las gimnospermas están representadas en las regiones templadas septentrionales por los pinos, abetos, cedros y otros árboles de follaje perenne (fig. 1-6). Muchas de ellas tienen las semillas dispuestas en unos conos, y todas carecen de flores aparentes. Por el contrario, las angiospermas tienen flores bien desarrolladas y sus semillas se forman dentro de una estructura cerrada a la que se da el nombre de fruto. La palabra *angiosperma* significa «semilla encerrada u oculta». Los miembros de este grupo son muy numerosos y comprenden todas las plantas que producen flores. Las angiospermas se subdividen a su vez en dos grupos, ***monocotiledóneas*** y ***dicotiledóneas.*** Las monocotiledóneas (fig. 1-7) están representadas por las plantas de aspecto herbáceo, como son el maíz, el trigo, la avena y otros cereales, y por otras como los lirios, las orquídeas, el bambú y el banano. A las dicotiledóneas (figs. 1-8, 1-9) pertenecen todos los árboles de hojas anchas y muchas plantas ornamentales y cultivadas, como el trébol, las habichuelas, los guisantes, el trigo sarraceno, el algodón y el geranio. Las diferencias esenciales entre estos dos grupos se detallarán más adelante.

Distribución de los vegetales sobre la superficie terrestre. Asociaciones vegetales. Son múltiples los factores que influyen sobre la distribución de los vegetales en la superficie terrestre. Algunos de estos factores, como el agua y la temperatura, son tan manifiestos y tan importantes que, en ocasiones, parecen constituir los únicos factores determinantes que regulan la distribución de los vegetales. Sin embargo, en última instancia, la explicación es mucho más compleja, puesto que la citada distribución es resultado de la interacción de múltiples factores. La consideración simultánea de cierto número de condiciones relativas a la distribución de los vegetales pone de manifiesto que factores como el agua, la luz, la temperatura, la pendiente del suelo, los componentes de éste y otros varios, influyen sobre dicha distribución. Además, la acción o interacción de los propios vegetales, así como también la del hombre y la de otros animales, determinan las complicadas relaciones del problema total de la ecología.

Varias de las condiciones más obvias e importantes, es decir, las precipitaciones anuales y su distribución, la luz y la temperatura, pueden considerarse conjuntamente bajo la denominación de clima. Por consiguiente, no sólo hay climas secos y húmedos, sino también cálidos y fríos. Los factores determinantes de los principales rasgos de nuestro clima se denominan factores climáticos, y si bien los geógrafos pueden reducir los resultados en términos tales como tropical, templado o polar, el botánico se refiere a áreas como son el bosque lluvioso tropical, una pradera, una tundra o un desierto.

Escaneado con CamScanner

FIG. 1-7. Caña de azúcar *(Saccharum officinarum)*, planta monocotiledónea. *(Fotografía cortesía de F. D. Kern.)*

FIG. 1-8. *Hepatica acutiloba*, planta dicotiledónea.

FIG. 1-9. El algodonero *(Gossypium* sp.), miembro de las dicotiledóneas, de gran importancia económica. *(Fotografía cortesía de B. M. Waddle, U.S.D.A., Agricultural Research Service, Cotton and Cordage Fibers Research Branch, Beltsville, Md.)*

Escaneado con CamScanner

El empleo de términos como bosque, desierto o pradera pone de manifiesto que el ecólogo vegetal considera que los vegetales están distribuidos como grupos de individuos en comunidades o tipos de desarrollo. El estudio de las comunidades vegetales como unidades de desarrollo vegetal espontáneo, constituye uno de los aspectos más detallados de la ecología vegetal. El efecto del clima no es el único factor determinante de importancia en la distribución de los árboles, también el efecto de un árbol sobre otro o la cantidad de luz que alcanza el suelo del bosque influyen sobre los tipos de plantas que allí crecen.

Un observador no versado en estas cuestiones reconoce el hecho de que algunas zonas de vegetación parecen cambiar muy poco. En otros casos como, por ejemplo, después de un incendio del bosque o en un pantano montañoso que va desecándose lentamente, el tipo de vegetación cambia. Cuando se queman los árboles de un bosque, pronto cubren de nuevo el suelo muchos vegetales nuevos distintos a los que había antes. Éstos viven sólo durante un corto período, y con el tiempo, después de muchos años, las especies arbóreas que originariamente estaban presentes repueblan el bosque. En los pantanos y zonas pantanosas, la acumulación de vegetales de escaso porte rellenan gradualmente las depresiones húmedas, y al formarse un substrato sólido mayor, los arbustos de mayor tamaño y los árboles invaden la zona. Con el tiempo desaparecen la zona encharcada y su vegetación característica.

El cambio más o menos ordenado que tiene lugar en estos casos se denomina ***sucesión vegetal***, y la condición más o menos estable que finalmente se alcanza recibe el nombre de ***clímax.*** Es oportuno recordar que estos términos son relativos y también que la sucesión puede producirse lentamente y exceder en mucho la vida de un único observador. En general, las especies de una asociación clímax son capaces de sucederse a sí mismas, y, por tanto, la asociación tiende a permanecer estable. Por el contrario, la vegetación clímax más o menos clara de una región determinada puede ser temporal, incluso si está integrada por una comunidad vegetal de vida larga. Las alteraciones climáticas, de la estructura del suelo, drenaje, y especialmente la acción del hombre y de los animales, pueden alterar las condiciones bajo las cuales se estableció el supuesto clímax.

Los ecólogos vegetales, igual que otros científicos, han sentido la necesidad de establecer una terminología para describir las múltiples situaciones ecológicas que estudian. El ecólogo, por ejemplo, no sólo hablará de una vegetación clímax, sino que habrá de referirse también a un subclímax, a un preclímax, o a un postclímax. No hablará únicamente de sucesiones vegetales, sino que se referirá además a sucesiones primarias y secundarias, a sucesiones hidrófilas o xerófilas. Los términos específicos no sólo describen más adecuadamente los tipos de sucesión y el clímax, sino que, además, contribuyen a la descripción de las clases de vegetación distribuidas actualmente por la superficie terrestre.

Sólo unos pocos tipos de formaciones vegetales primordiales constituyen la vegetación terrestre; son la ***tundra,*** la ***pradera,*** la ***maleza*** y el ***bosque.***

Escaneado con CamScanner

FIG. 1-10. Vegetación hidrofítica en un lago rodeado por un bosque.

Estas denominaciones tienen un sentido amplio, basado principalmente en formas de desarrollo, pero dentro de ellas existen unidades ecológicas más reducidas de considerable interés, tales como el habitat acuático de un lago de montaña rodeado de árboles (fig. 1-10), el pantano rodeado por un bosque tropical o la depresión circundada por una pradera.

Los principales tipos de vegetación mundiales están ampliamente determinados por el clima, cuyos principales componentes son la lluvia, la irradiación y la temperatura. El promedio anual de lluvias es importante y también lo es su distribución. Diferentes tipos de vegetación están condicionados por las lluvias que caen en una corta estación lluviosa, en vez de estar distribuidas durante los meses del año. Las precipitaciones en forma de nieve ejercerán su influencia de manera completamente distinta a como lo hará la lluvia bajo un clima cálido. Las temperaturas extremas pueden ser tan importantes como la temperatura media, especialmente en la limitación del desarrollo de ciertas clases de vegetación. Resulta evidente que, aun cuando se consideren únicamente dos factores, lluvia y temperatura, existen muchas variantes.

Tundra. Las tundras son lugares fríos y húmedos donde predominan los vegetales de escaso porte. Esencialmente estos lugares carecen de árboles y se sitúan entre el límite del arbolado y las zonas recubiertas perpetuamente por la nieve o el hielo. La vegetación está integrada en su mayoría por gramíneas, juncias, musgos y líquenes, con algunas hierbas o arbustos de escaso desarrollo presentes en lugares más favorables. La ***tundra ártica*** está asociada típicamente con las Islas Aleutianas, Canadá septentrional, Groenlandia, Islandia y el norte de Rusia. La ***tundra alpina*** se presenta en las grandes altitudes, en las cumbres de las montañas, como una unidad menor dentro de otros tipos principales de vegetación.

Desiertos. Los desiertos son cálidos y secos. Las precipitaciones son muy escasas e inconstantes, y la temperatura del aire, generalmente alta durante el día, sufre un brusco descenso al llegar la noche. Los días son soleados, con escasa humedad relativa. Mientras que los rasgos esenciales de los desiertos son siempre los mismos, los vegetales que en ellos se desarrollan varían considerablemente, de acuerdo con las condiciones locales. Así, por ejemplo, la distribución del saguaro

Escaneado con CamScanner

gigante (fig. 8-45) es muy limitada, hallándosele en las tierras altas del desierto de Sonora (fig. 1-11). El mezquite es característico de la ***formación desértica de maleza*** que se encuentra al sur de Nuevo Méjico y al oeste de Tejas, extendiéndose por el sur hasta Méjico. La artemisia abunda en la gran cuenca de Nevada y de Utah.

Aunque semejantes en muchos aspectos, las elevaciones menores de desiertos tales como el Desierto de Mojave, incluyendo el Valle de la Muerte, presentan condiciones más extremadas bajo las cuales plantas como el árbol de Josué y la artemisia ceden el terreno al arbusto de la creosota y a *Suaeda moquini*.

La vegetación característica de los desiertos está constituida por plantas capaces de resistir desecaciones extremas, pero además se encuentran muchas plantas anuales que se desarrollan rápidamente y florecen durante la breve estación de las lluvias. En ocasiones, los desiertos del sudoeste de los Estados Unidos constituyen un floreciente paraíso. Los desiertos son una parte característica del cuadro de la vegetación mundial. No sólo ocupan grandes extensiones relativas en el oeste y sudoeste de los Estados Unidos y el norte de Méjico, sino que, además, predominan tanto en el norte como en el sur de África, Asia central y el centro de Australia.

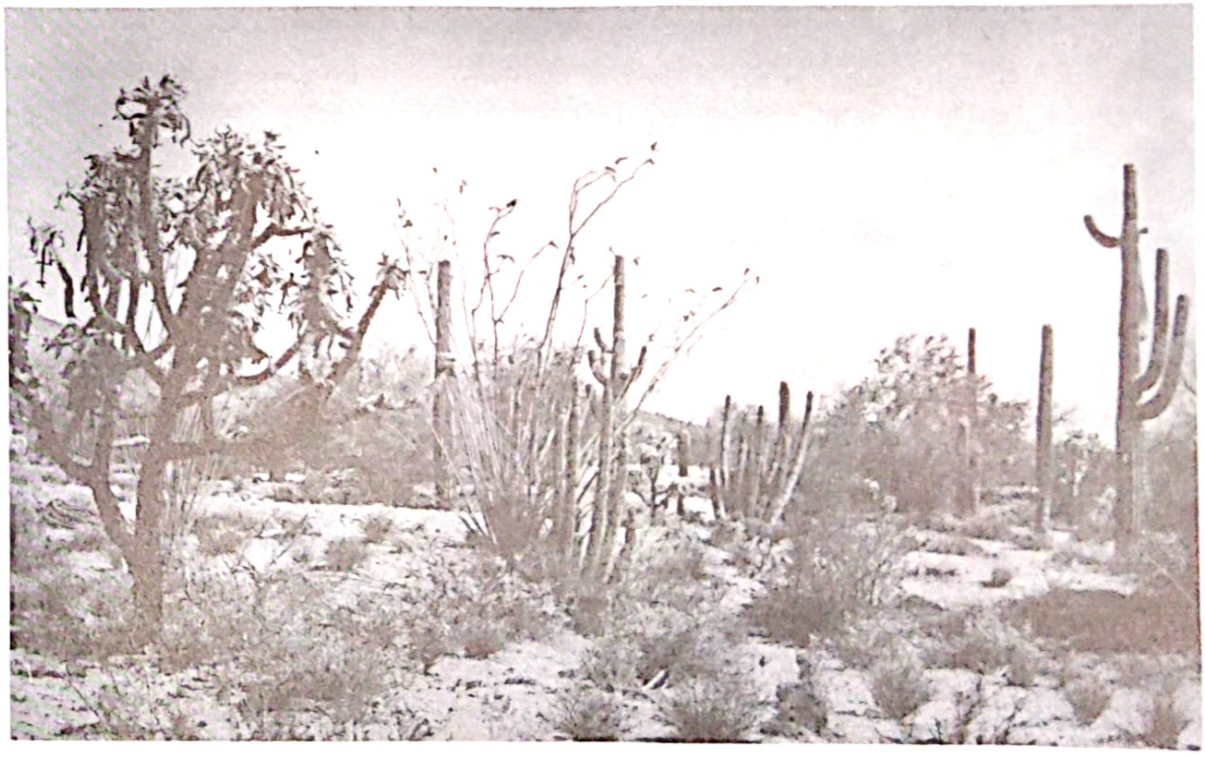


FIG. 1-11. Desierto de Sonora, Arizona. Algunas de las plantas que se observan son la *Franseria dumosa*, la ocotilla, el paloverde, la madera de hierro del desierto, cactos tubo de órgano y cactos saguaro. *(Fotografía del National Park Service, cortesía de F. D. Kern de la obra The essentials of Plant Biology, Harper & Brothers, Nueva York, 1947.)*

Escaneado con CamScanner

Praderas. La tundra y los desiertos son esencialmente inhóspitos, tanto para los vegetales como para el hombre, y por ello albergan únicamente a una parte muy pequeña de la población mundial, contribuyendo en muy escasa medida a su bienestar. Por el contrario, las praderas constituyen las zonas de mayor importancia agrícola. Las precipitaciones anuales y las temperaturas son tales que todas las praderas altas, o praderas de gramíneas altas del centro de los Estados Unidos se han convertido, gracias al cultivo, en el cinturón del maíz. Tierras semejantes constituyen un suelo adecuado para el cultivo de frutas y verduras. La región algo más pobre de gramíneas bajas (precipitaciones alrededor de 305 mm al año) que se encuentra al oeste de las praderas, denominada las Grandes Praderas en los Estados Unidos, proporciona pastos naturales y alimenta a gran cantidad de ganado bovino y ovino. Las gramíneas nativas, más bien esparcidas, conservan fijo el terreno, impidiendo la erosión. Sin embargo, de vez en cuando, estas gramíneas han sido destruidas por el pastoreo demasiado intensivo, o bien el hombre las ha substituido por el trigo. En años favorables, con lluvias adecuadas y escaso viento, las cosechas de trigo llegan a prosperar, pero con frecuencia soplan los vientos y erosionan el terreno, motivando desastrosos remolinos de polvo. A estas regiones se les da en los Estados Unidos el nombre de praderas y llanuras, pero en la Argentina reciben el nombre de ***pampas*** y el de ***estepas*** en Ucrania.

Los métodos propios de la agricultura primitiva no son suficientes para la explotación eficiente de las praderas. Sólo mediante el desarrollo de los modernos procedimientos agrícolas los pueblos actuales pueden enfrentarse con las praderas y, en cierto modo, extraer de estas regiones las principales cosechas necesarias para el establecimiento de pueblos y ciudades. En este país y en muchas áreas de praderas tropicales, la lucha del hombre contra las praderas sólo ha sido parcialmente fructuosa. En las zonas de escasas precipitaciones, recubiertas por gramíneas bajas, la existencia es siempre peligrosa, e históricamente ello ha estimulado las migraciones, que han desempeñado un papel tan importante en la conquista y desarrollo de China, India y Europa occidental.

Malezas. En una época en que se conocían muchas menos cosas que hoy acerca del mundo, Aristóteles estableció sus teorías sobre los climas. Indicó que al norte de la región que constituía el mundo mediterráneo hacía demasiado frío, excepto para los bárbaros, y que al sur de la tierra templada en que él vivía hacía demasiado calor para el hombre civilizado. El área intermedia o templada del Mediterráneo se caracteriza por un suministro limitado pero suficiente de precipitaciones, con sol abundante. La lluvia es demasiado escasa para permitir el desarrollo de bosques como los de Europa septentrional y demasiado abundante para que pueda constituirse un desierto como el del Sáhara, situado al sur de la misma. La región mediterránea se caracteriza por el desarrollo de malezas, con plantas hasta cierto punto intermedias entre las del bosque y las de las praderas y desiertos.

Escaneado con CamScanner

En los Estados Unidos existe un área más bien extensa desde el sur de Oregón, hacia el sur hasta California Baja, y en las cuestas más bajas de las Montañas

FIG. 1-12. Bosque tropical sudamericano en el que se observan árboles, helechos, caladiums, orquídeas epífitas, lianas y otras plantas. (*D. E. Bellermann y H. Karsten, Landschafts und Vegetations Bilder aus den Tropen Süd-Amerika's, Berlin, 1894.*)

Escaneado con CamScanner

Rocosas, donde la maleza constituye el tipo de vegetación dominante. Los vegetales que la componen son resistentes a la sequía y a menudo espinosos, conociéndoseles frecuentemente con el nombre de ***chaparral.***

Existen bastantes razones para incluir dentro de las malezas a algunas de las formaciones consideradas al tratar de los «desiertos». Así, por ejemplo, la artemisia de la parte septentrional y el arbusto de la creosota de la parte meridional de la Gran Cuenca se consideran frecuentemente como malezas desérticas.

Bosques. Los bosques ocupan actualmente en la superficie terrestre una extensión mucho menor de la que tuvieron en el pasado, ya que en casi todos los países del mundo han sido talados para su aprovechamiento y para ampliar el espacio vital. Los bosques han desaparecido casi por completo de los países que albergaron a las civilizaciones primitivas, y en los Estados Unidos muy poco más de la mitad de su territorio se halla todavía recubierta por árboles.

Los términos empleados para designar a los diferentes tipos de bosques reflejan por lo menos dos cosas. Un término se refiere con mucha frecuencia al clima (temperatura y precipitaciones), y el segundo describe las características de los propios árboles. Éstos pueden ser coníferas o árboles de madera blanda (pino, falso abeto, abeto) y muy frecuentemente de follaje perenne, o bien pueden ser árboles de madera dura y follaje caduco (roble y nogal americano), los que con frecuencia pierden las hojas durante alguna parte del año. Pueden ofrecer un exuberante desarrollo, o bien reflejar las mínimas condiciones necesarias para la existencia.

Bosques tropicales. Los bosques de los trópicos (fig. 1-12) difieren en cuanto a su constitución debido principalmente a las variaciones en las precipitaciones. Las temperaturas elevadas de los trópicos y la rápida evaporación del agua pueden determinar la existencia de un habitat relativamente seco, incluso con cantidades de precipitaciones considerablemente elevadas. En la cuenca del Amazonas existe el desarrollo forestal más grande y quizás el más exuberante de todo el mundo. En otras partes existen también formaciones similares, pero más reducidas, de bosques lluviosos tropicales, que son característicos de aquellas regiones donde las precipitaciones alcanzan los 3810 mm anuales. El bosque lluvioso tropical comprende muchas especies de vegetales, la mayoría de las cuales son de hoja ancha. El dosel constituido por las copas de los árboles es alto y tupido, y escaso el sotobosque. Las ***lianas*** y ***epífitas*** alcanzan un desarrollo sorprendente y el follaje es perenne.

Sin embargo, no todos los bosques tropicales son de este tipo. En las regiones donde las precipitaciones son menos abundantes, el dosel suele ser menos denso. El sotobosque puede ser espeso y casi impenetrable (jungla), con árboles de follaje semicaduco, en vez de ser permanente. Todavía en otros casos, cantidades menores de precipitaciones pueden determinar la formación de un bosque relativamente claro (de tipo sabana), cuyo sotobosque está constituido generalmente por gramíneas. Muchos de los árboles se desarrollan como matorrales espinosos,

Escaneado con CamScanner

constituyendo el ***bosque de maleza tropical.***

Bosques templados. Los bosques templados de todo el mundo son los mejor conocidos de todos. En los Estados Unidos existen dos tipos fundamentales de bosques, el bosque de coníferas y el bosque de follaje caduco, constituido por árboles de hoja ancha. En determinados lugares ambos tipos se mezclan, constituyendo un tipo mixto.

FIG. 1-13. Bosque de coníferas de las Montañas Rocosas, en el que aparecen el falso abeto de Engelmann y el abeto alpino.

Hemos indicado ya anteriormente cómo la distribución climática de los vegetales es resultado de una extensa serie de factores complejos e interactuantes. En las regiones montañosas, la temperatura es de gran importancia. A pesar de que la mayoría de los estudiantes de botánica saben bien que pueden hallarse temperaturas más frías desplazándose hacia los polos, pocos reconocen que existen cambios más bruscos de temperatura al ascender verticalmente. El bosque de coníferas de latitudes más septentrionales, propio de lugares con temperaturas bajas, se extiende con frecuencia hacia el sur en las grandes elevaciones. De modo análogo, otros tipos de vegetación pueden extenderse hacia el norte si las condiciones climáticas permiten su desarrollo.

Bosque boreal. La formación propia del bosque boreal es un bosque de coníferas que se extiende por el continente, formando una banda limitada aproximadamente entre la frontera septentrional de los Estados Unidos y extendiéndose más hacia el norte por el Canadá hasta entrar en contacto con la tundra ártica. En la costa oriental se extiende desde Terranova hacia el sur hasta los estados de Nueva Inglaterra, y en el Oeste, alcanza hacia el norte la costa de Alaska.

El período vegetativo del bosque boreal es corto. Las temperaturas son generalmente frescas y los inviernos muy fríos. Las precipitaciones son aproximadamente del orden de los 635 mm, si bien son algo más elevadas en la costa occidental. El falso abeto blanco y el abeto balsámico se desarrollan principalmente en la parte central y meridional de esta zona. El abeto balsámico desaparece hacia los límites septentrionales de la formación boscosa, donde predominan el abeto negro, el alerce americano, el abedul de papel y el pino Jack.

Otros bosques de coníferas son el bosque de coníferas sudoriental y dos asociaciones occidentales, las de las Montañas Rocosas y de la costa del Pacífico. El bosque sudoriental de coníferas se extiende a lo largo de la llanura costera

Escaneado con CamScanner

atlántica hasta Tejas y se caracteriza por los pinos de hojas largas y cortas, por el *Pinus taeda*, el ciprés y el cedro blanco meridional. Mezclados entre las coníferas se encuentran especies de hojas anchas como la magnolia, goma roja (Eucaliptus) y la encina de California.

El bosque de coníferas de las Montañas Rocosas (fig. 1-13) se caracteriza por el pino amarillo occidental, el pino «lodgepole» *(Pinus murrayane)*, el falso abeto Engelmann, el abeto Douglas y el abeto alpino blanco. Se extiende desde la Columbia británica hasta América central y produce gran cantidad de la madera comercial utilizada en los Estados Unidos. El bosque de coníferas de la costa del Pacífico se extiende por el sur hasta aproximadamente el centro de California y se caracteriza por el abeto Douglas, el pino azucarero y los pinos gigantes de California (fig. 1-14).

Formación del bosque caduco. La mayor parte de la región oriental de los Estados Unidos, con excepción de Florida meridional, está ocupada por un

FIG. 1-14 Bosque conífero de maderas rojas de la Costa del Pacífico. Aspecto general del bosque, prado redondo en la parte central, bosque gigante de *Sequoia gigantea*. *(Fotografía por George A. Grant, cortesía del Departamento del Interior, National Park Service.)*

Escaneado con CamScanner

FIG. 1-15. Bosque de Pensilvania integrado por hayas, arces, cerezos y abetos del Canadá. *(Fotografía del U. S. Forest Service, cortesía de F. D. Kern de la obra The Essentials of Plant Biology, Harper & Brothers, Nueva York, 1947.)*

bosque caduco (fig. 1-15). Por el norte existe una transición hacia las coníferas y por el oeste hacia las praderas. El bosque está muy diversificado, reflejando la edad, la topografía, tipos de suelos, glaciaciones, temperatura y muchos otros factores ecológicos. Algunas de las asociaciones mejor conocidas dentro de este bosque caduco mezclado son la asociación de haya-arce, la asociación de abeto del Canadá-madera dura, y la asociación de roble-nogal americano.

Los efectos del ambiente sobre los caracteres fisiológicos y estructurales de los vegetales, y otras consideraciones ecológicas, se exponen en capítulos sucesivos.

Las partes de una planta con semillas. Como quiera que prácticamente toda la primera mitad de este libro de texto trata de las plantas con semillas, es oportuno considerar brevemente las partes principales de que constan estos vegetales, siguiendo el orden de desarrollo a lo largo de su ciclo vital. Estas partes son las ***raíces, tallos, hojas, flores, frutos*** y ***semillas*** (fig. 1-16).

Las ***semillas*** están constituidas por una planta joven parcialmente desarrollada, el ***embrión,*** y diversas clases de alimentos almacenados en el interior de una estructura protectora externa denominada ***cubierta de la semilla.*** En algunos casos el alimento se halla almacenado en el propio embrión, mientras que en otros lo está alrededor del mismo, constituyendo el denominado ***endospermo.*** Cuando se coloca una semilla en condiciones apropiadas de aire, tem-

Escaneado con CamScanner

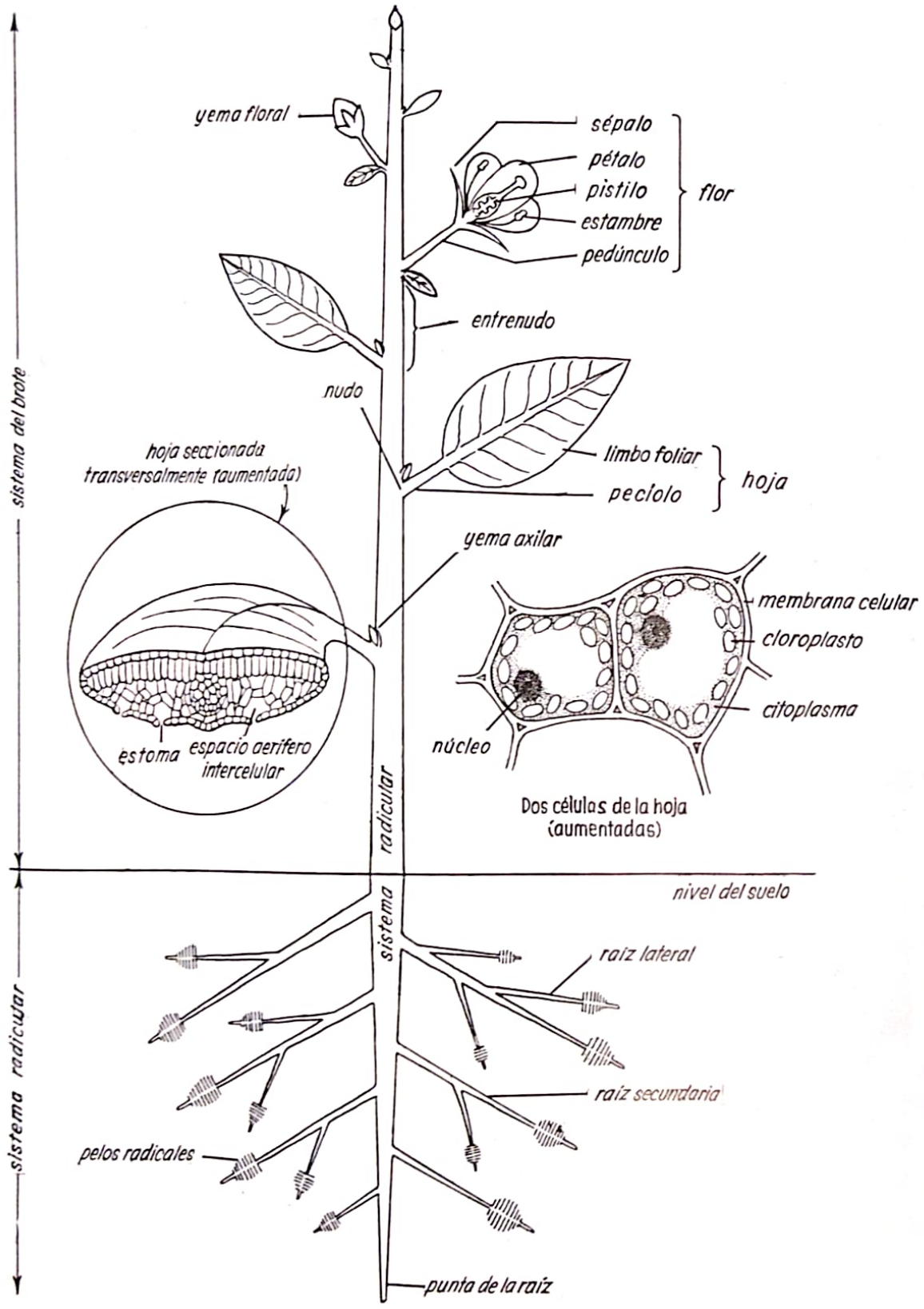


FIG. 1-16. Partes de que consta una planta con semillas (diagrama). *(Cortesía de F. D. Kern, de la obra The Essentials of Plant Biology, Harper & Brothers, Nueva York, 1947.)*

Escaneado con CamScanner

peratura y humedad, como ocurre cuando la plantamos en el suelo, la semilla germina; es decir, el embrión o plantita joven albergada dentro de la semilla comienza a crecer. Al hacerlo rasga la cubierta protectora de la semilla y sale de ésta formando una plantita denominada ***plántula.*** Durante este desarrollo se digieren y utilizan los alimentos almacenados en la semilla. La primera parte del embrión que emerge de la semilla crece generalmente hacia abajo, hundiéndose en el suelo, y constituyendo la primera ***raíz*** de la planta. Esta raíz primaria puede ramificarse repetidas veces y extenderse de esta manera por el interior del suelo, constituyendo el denominado ***sistema radical,*** que sujeta la planta al suelo. Las más finas raicillas del sistema están en íntimo contacto con el suelo y absorben de éste el agua y las substancias inorgánicas en ella disueltas.

Otra parte del embrión tiende a crecer hacia arriba, saliendo fuera del suelo para formar el primer ***tallo*** de la planta. Este tallo puede también desarrollar muchas ramas portadoras de las ***hojas*** de la planta. El lugar del tallo donde se origina una hoja se denomina ***nudo,*** y la región comprendida entre dos nudos adyacentes recibe el nombre de ***entrenudo.*** En cada nudo pueden existir dos o más hojas. El tallo está constituido en parte por fibras resistentes que le dan la consistencia necesaria para soportar las hojas y más tarde las flores y los frutos. Contiene asimismo elementos conductores encargados de transportar el agua y las substancias inorgánicas desde las raíces hasta las hojas y a otras partes de la planta. En los tallos se almacenan también muchos materiales alimenticios.

Las ***hojas*** están formadas generalmente por una parte extendida denominada ***limbo,*** una parte en forma de tallito que recibe el nombre de ***pecíolo,*** y frecuentemente por dos pequeñas formaciones con aspecto de hoja denominadas ***estípulas,*** situadas en la base de la hoja. En el limbo, según puede apreciarse cuando se le observa por transparencia, se distinguen múltiples ***venas.*** Estas venas están generalmente ramificadas, constituyendo una red que se extiende por todo el limbo. Las venas se continúan con otras semejantes situadas en el pecíolo y en el tallo. Por ellas penetran en la hoja el agua y las substancias minerales procedentes del tallo y salen los alimentos y otras substancias orgánicas elaboradas en la hoja. En el limbo se encuentran además múltiples poros, denominados ***estomas,*** principalmente en la superficie inferior de las hojas. Estos poros facilitan el intercambio gaseoso con el aire exterior.

Las hojas son generalmente de color verde debido a la presencia de pigmentos verdes denominados ***clorofila.*** Mediante la clorofila las hojas pueden sintetizar hidratos de carbono, como el azúcar, a partir del anhídrido carbónico, que toman del aire a través de los estomas y del agua que obtienen del suelo mediante las venas. En este proceso tiene lugar el almacenamiento de energía lumínica y la liberación de oxígeno. Exceptuando unos pocos organismos microscópicos, sólo las plantas con clorofila pueden llevar a cabo este proceso, que constituye la fuente de toda substancia orgánica. La capacidad para realizar esta síntesis es lo que confiere a los vegetales un lugar tan importante en el mundo, puesto que

Escaneado con CamScanner

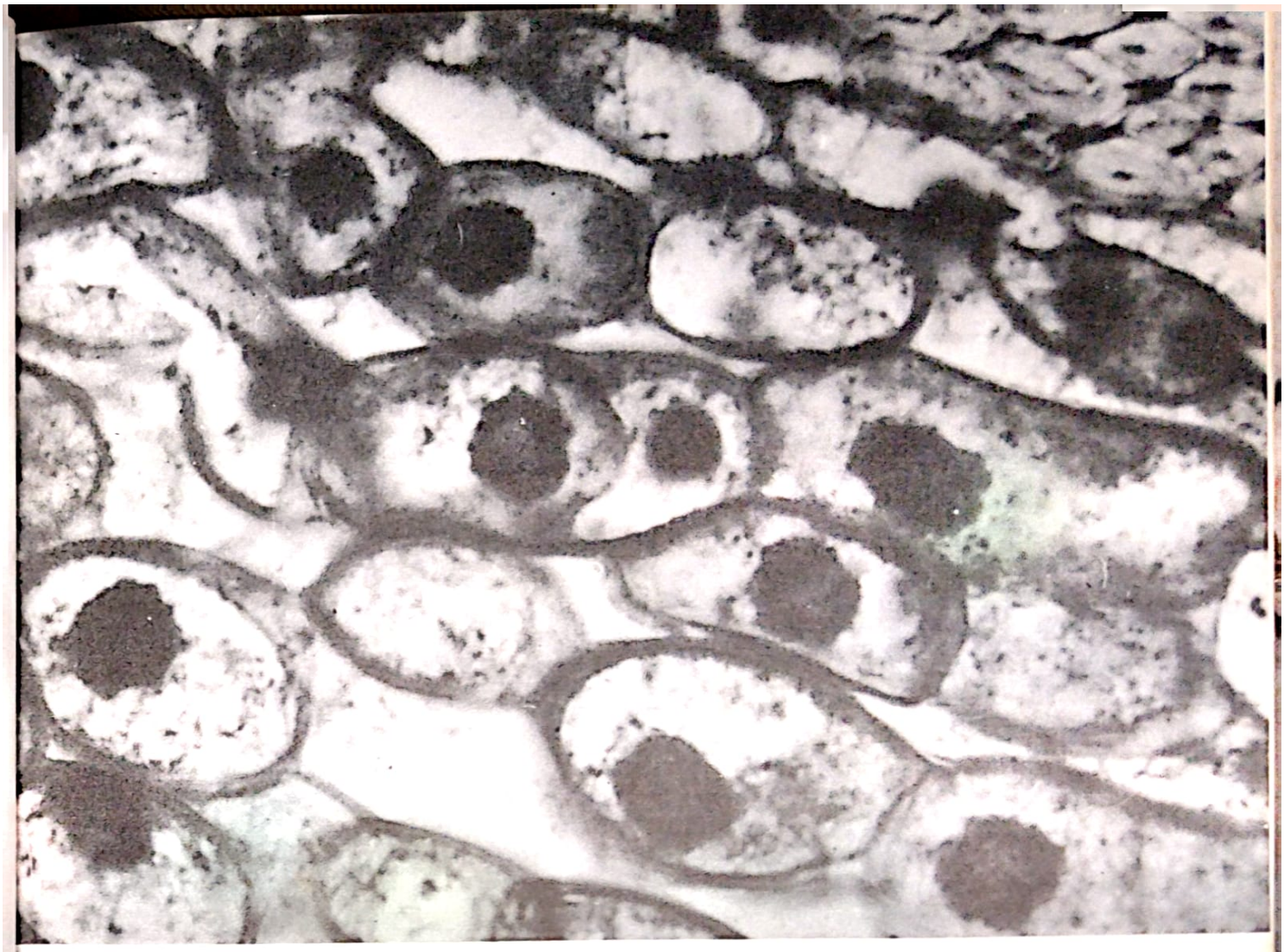
de ellos dependen todas las demás formas vivientes, incluido el hombre. Las plantas verdes, a diferencia de los animales, son capaces de elaborar todos los alimentos y demás substancias orgánicas que necesitan, dependiendo únicamente del exterior en cuanto a las substancias inorgánicas y la luz. La principal actividad de las hojas consiste en la síntesis de los hidratos de carbono. A partir de estas substancias se elaboran luego las demás substancias orgánicas de la planta.

Al alcanzar el vegetal la madurez, el tallo produce también las ***flores.*** Éstas pueden formarse aisladas o bien en agrupaciones de diversos tipos, denominadas ***inflorescencias.*** El ápice del pedúnculo que lleva la flor se denomina ***receptáculo,*** implantándose en él las diferentes partes de que consta la flor. Existe generalmente en ella un verticilo exterior de elementos en forma de hojas, generalmente verdes, los ***sépalos,*** cuyo conjunto constituye el denominado ***cáliz,*** y un verticilo de elementos en forma de hojas, generalmente vistosas por estar teñidas de diferentes colores, denominadas ***pétalos,*** constituyendo en conjunto la ***corola.*** La corola rodea a uno o más verticilos de unas estructuras denominadas ***estambres.*** Cada estambre consta de una parte en forma de tallito, el ***filamento,*** que sostiene en su parte terminal una estructura portadora de polen, la ***antera.*** En el centro de la hoja se encuentran uno o varios ***pistilos,*** cada uno de los cuales consta de una parte basal hinchada, el ***ovario,*** y de una porción alargada, el ***estilo,*** en cuyo extremo se encuentra generalmente una superficie pegajosa que recibe el nombre de ***estigma.*** El ovario contiene en su interior una o más unidades pequeñas, los ***óvulos.***

Cuando las anteras de la planta han alcanzado la madurez se abren y esparcen el ***polen,*** que tiene aspecto generalmente de polvo amarillo. Por acción del viento, de los insectos, de la gravedad o de otros agentes, el polen puede ser transportado al estigma de la misma o de otra flor, donde se adhiere al estigma. Allí, cuando las condiciones son favorables, el grano de polen germina enviando un tubo hacia abajo al ovario por el interior del estilo, que finalmente penetra en el interior de uno de los óvulos. Entre tanto se han formado dentro del grano de polen dos pequeñas células masculinas denominadas ***células espermáticas*** o ***gametos masculinos.*** Análogamente, dentro de cada óvulo se forma una estructura que contiene una célula femenina, denominada ***oosfera*** o ***gameto femenino.*** Las células espermáticas descienden por el tubo polínico y penetran en el óvulo, donde una de ellas se fusiona con la oosfera para formar una célula, el huevo fecundado, a partir de la cual se desarrolla el ***embrión*** o planta joven. En este momento todo el ovario se hace mayor, desarrollándose hasta constituir el ***fruto.*** Los óvulos, cada uno de los cuales contiene un embrión, se convierten en ***semillas,*** y el ciclo puede comenzar de nuevo. Existen muchas clases diferentes de frutos, pero esencialmente están constituidos siempre por ovarios maduros que contienen semillas, las cuales son óvulos maduros.

En general las raíces, tallos y hojas representan el estadio vegetativo del ciclo vital; las flores, frutos y semillas intervienen en la reproducción gamética.

Escaneado con CamScanner



Células corticales de magnolia. *(Fotomicrografía por el Dr. D. A. Kribs.)*

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tecno 250 - Magdalena

2. Plantas celulares

Según se vio en el capítulo anterior, las plantas con semillas están constituidas por diferentes partes u órganos, como las raíces, tallos, hojas, flores, frutos y semillas. Estos órganos constan de diferentes tejidos, como son los de almacenamiento, conducción, soporte y protección, los cuales, a su vez, están formados por unidades estructurales y fisiológicas denominadas células. El estudio de la célula es de gran importancia, puesto que es la unidad de estructura, el asiento de los procesos fisiológicos vitales del organismo y, en el caso de las células reproductoras, de la transmisión de los materiales hereditarios de una generación a otra.

La célula como unidad estructural fue observada y designada por primera vez por el inglés Robert Hooke en 1665. La teoría celular, que sostiene que

Escaneado con CamScanner

todos los vegetales y los animales están compuestos por unidades fundamentales, estructurales y fisiológicas, fue formulada por los alemanes Schleiden y Schwann en 1838-1839. Hooke consideró al comportamiento y a la membrana celular como la estructura fundamental, y aun cuando observó el contenido protoplasmático, creyó que se trataba de un «jugo nutritivo». Actualmente se sabe que la membrana celular es una parte característica de la célula vegetal y un rasgo estructural importante de los tejidos vegetales. Sin embargo, fisiológicamente, la membrana es de menor importancia que la parte viva de la célula.

EL PROTOPLASTO

Protoplasma. El término de ***protoplasto*** se aplica a la parte organizada y viva de la célula. El protoplasto está constituido por ***protoplasma*** o materia viva, que constituye todo el cuerpo de los vegetales y de los animales. El protoplasma, aunque compuesto por proteínas, hidratos de carbono, grasas, substancias minerales, agua y otros compuestos, es algo más que una simple mezcla de substancias químicas. Es una substancia organizada a la que Huxley consideró «la base física de la vida». Esta frase, aun cuando no exprese exactamente el moderno concepto del protoplasma, constituye una manera sencilla de afirmar que todos los procesos fisiológicos tienen lugar en el protoplasma.

Las propiedades físicas y químicas del protoplasma han sido objeto de múltiples investigaciones; sin embargo, son pocas las conclusiones completamente aceptadas por todos los biólogos. Aunque las propiedades físicas generales del protoplasma sean de fácil observación, su estructura íntima se desconoce. La dificultad de investigar las substancias vivas ha conducido a resultados contradictorios entre diversos especialistas. Las investigaciones sobre la estructura del protoplasma han sido estimuladas en parte por el deseo de los biólogos de averiguar las últimas partículas de vida o cual sea la verdadera materia viva, si es que tal materia existe. Según el moderno concepto de la base física de la vida, el asiento de la vida lo constituye toda la masa del protoplasma. La organización, cooperación y ajuste de una parte celular a otra constituye la vida. Desde este punto de vista, el asiento de la vida no debe buscarse en ninguna partícula viviente fundamental.

Los rasgos más característicos del protoplasma son sus propiedades fisiológicas, puesto que tales propiedades distinguen a los seres vivientes de los no vivientes. Estas propiedades comprenden el metabolismo, la regulación, la irritabilidad, el crecimiento, la diferenciación y la reproducción. El ***metabolismo*** es la suma de los procesos fisiológicos que intervienen en la construcción y desintegración del protoplasma. Incluye todos los cambios químicos que tienen lugar en el comportamiento normal de la materia viva, tales como la síntesis de substancias orgánicas, la digestión, la respiración y, finalmente, la ***asimi-***

Escaneado con CamScanner

lación, que consiste en la síntesis de la materia viva a partir de materia inorgánica. La ***regulación*** es la capacidad de que goza el protoplasma de regular la velocidad de sus propios procesos fisiológicos; es decir, existe dentro del protoplasma el elemento regulador mediante el cual los diversos procesos químicos que en él tienen lugar se realizan de manera ordenada y a temperaturas ordinarias. La ***irritabilidad*** es la capacidad del protoplasma para responder a los estímulos exteriores, como la luz, la temperatura, la gravedad y la acción de substancias químicas. La respuesta puede consistir en un simple movimiento, o bien puede entrañar cambios más complejos en el protoplasma. El ***crecimiento*** implica no sólo un aumento de masa o volumen, sino también desarrollo, es decir ***diferenciación,*** o sea cambios irreversibles en la forma que sólo el protoplasma es capaz de realizar. Por último, la ***reproducción*** consiste en la capacidad de protoplasma para reproducirse a sí mismo.

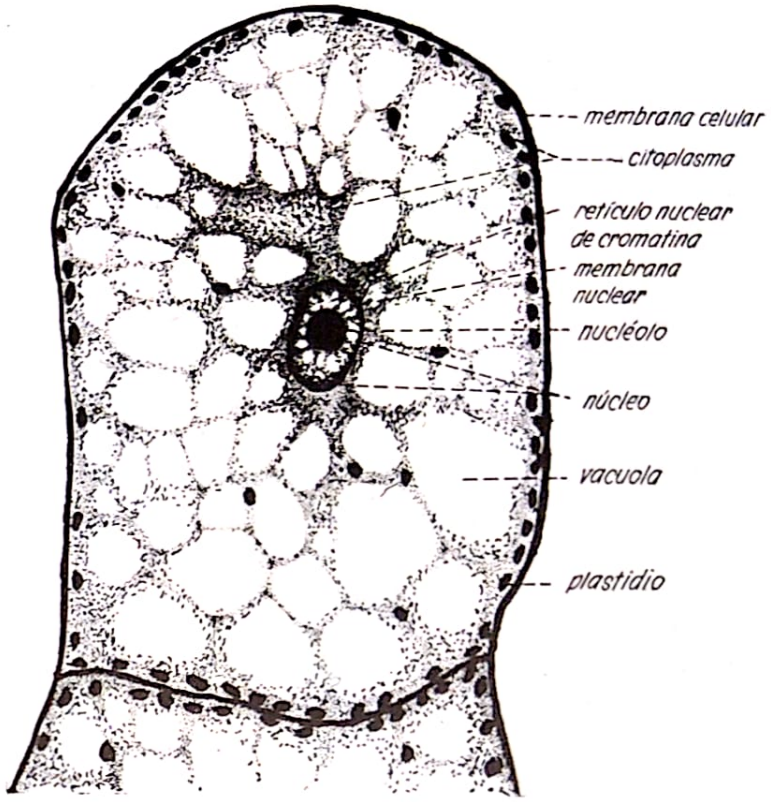


FIG. 2-1. Célula apical de *Stypocaulon*, alga parda, en la que se observa la estructura del citoplasma.

La estructura del protoplasto. Generalmente los protoplastos se hallan diferenciados en un ***núcleo*** y un ***citosoma,*** que constituyen dos partes bien definidas de la célula (fig. 2-1). La palabra núcleo, figurativamente, significa el centro, y en cierto sentido constituye el centro de la actividad celular. El término citosoma deriva de las palabras *cyte* y *soma*, que significan «célula» y «cuerpo», respectivamente. Por consiguiente, el término de citosoma significa literalmente cuerpo de la célula. Estructuralmente, corresponde al citosoma una masa mayor que al núcleo y ocupa también una parte mayor de la célula. El núcleo se halla situado dentro de la masa del citosoma, si bien está separado de él mediante una membrana.

La parte de protoplasma viviente situada dentro del núcleo se conoce con el nombre de ***nucleoplasma.*** La porción fluida, transparente y viscosa del citosoma es el ***citoplasma.*** Por consiguiente, los calificativos de nucleoplasma y

Escaneado con CamScanner

todos los vegetales y los animales están compuestos por unidades fundamentales, estructurales y fisiológicas, fue formulada por los alemanes Schleiden y Schwann en 1838-1839. Hooke consideró al comportamiento y a la membrana celular como la estructura fundamental, y aun cuando observó el contenido protoplasmático, creyó que se trataba de un «jugo nutritivo». Actualmente se sabe que la membrana celular es una parte característica de la célula vegetal y un rasgo estructural importante de los tejidos vegetales. Sin embargo, fisiológicamente, la membrana es de menor importancia que la parte viva de la célula.

EL PROTOPLASTO

Protoplasma. El término de ***protoplasto*** se aplica a la parte organizada y viva de la célula. El protoplasto está constituido por ***protoplasma*** o materia viva, que constituye todo el cuerpo de los vegetales y de los animales. El protoplasma, aunque compuesto por proteínas, hidratos de carbono, grasas, substancias minerales, agua y otros compuestos, es algo más que una simple mezcla de substancias químicas. Es una substancia organizada a la que Huxley consideró «la base física de la vida». Esta frase, aun cuando no exprese exactamente el moderno concepto del protoplasma, constituye una manera sencilla de afirmar que todos los procesos fisiológicos tienen lugar en el protoplasma.

Las propiedades físicas y químicas del protoplasma han sido objeto de múltiples investigaciones; sin embargo, son pocas las conclusiones completamente aceptadas por todos los biólogos. Aunque las propiedades físicas generales del protoplasma sean de fácil observación, su estructura íntima se desconoce. La dificultad de investigar las substancias vivas ha conducido a resultados contradictorios entre diversos especialistas. Las investigaciones sobre la estructura del protoplasma han sido estimuladas en parte por el deseo de los biólogos de averiguar las últimas partículas de vida o cual sea la verdadera materia viva, si es que tal materia existe. Según el moderno concepto de la base física de la vida, el asiento de la vida lo constituye toda la masa del protoplasma. La organización, cooperación y ajuste de una parte celular a otra constituye la vida. Desde este punto de vista, el asiento de la vida no debe buscarse en ninguna partícula viviente fundamental.

Los rasgos más característicos del protoplasma son sus propiedades fisiológicas, puesto que tales propiedades distinguen a los seres vivientes de los no vivientes. Estas propiedades comprenden el metabolismo, la regulación, la irritabilidad, el crecimiento, la diferenciación y la reproducción. El ***metabolismo*** es la suma de los procesos fisiológicos que intervienen en la construcción y desintegración del protoplasma. Incluye todos los cambios químicos que tienen lugar en el comportamiento normal de la materia viva, tales como la síntesis de substancias orgánicas, la digestión, la respiración y, finalmente, la ***asimi-***

Escaneado con CamScanner

lación, que consiste en la síntesis de la materia viva a partir de materia inorgánica. La ***regulación*** es la capacidad de que goza el protoplasma de regular la velocidad de sus propios procesos fisiológicos; es decir, existe dentro del protoplasma el elemento regulador mediante el cual los diversos procesos químicos que en él tienen lugar se realizan de manera ordenada y a temperaturas ordinarias. La ***irritabilidad*** es la capacidad del protoplasma para responder a los estímulos exteriores, como la luz, la temperatura, la gravedad y la acción de substancias químicas. La respuesta puede consistir en un simple movimiento, o bien puede entrañar cambios más complejos en el protoplasma. El ***crecimiento*** implica no sólo un aumento de masa o volumen, sino también desarrollo, es decir ***diferenciación,*** o sea cambios irreversibles en la forma que sólo el protoplasma es capaz de realizar. Por último, la ***reproducción*** consiste en la capacidad de protoplasma para reproducirse a sí mismo.

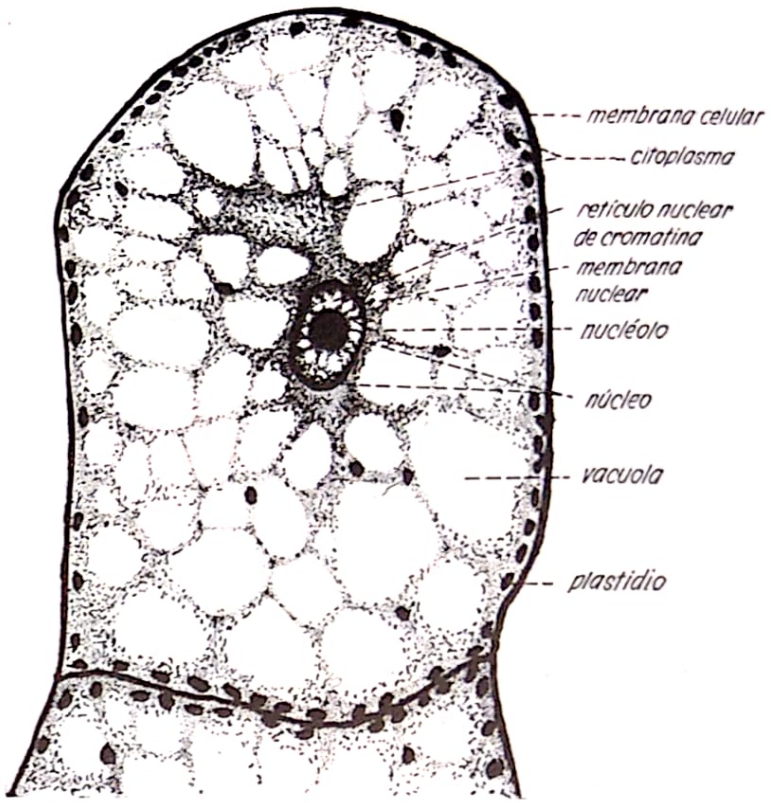


FIG. 2-1. Célula apical de *Stypocaulon*, alga parda, en la que se observa la estructura del citoplasma.

La estructura del protoplasto. Generalmente los protoplastos se hallan diferenciados en un ***núcleo*** y un ***citosoma,*** que constituyen dos partes bien definidas de la célula (fig. 2-1). La palabra núcleo, figurativamente, significa el centro, y en cierto sentido constituye el centro de la actividad celular. El término citosoma deriva de las palabras *cyte* y *soma*, que significan «célula» y «cuerpo», respectivamente. Por consiguiente, el término de citosoma significa literalmente cuerpo de la célula. Estructuralmente, corresponde al citosoma una masa mayor que al núcleo y ocupa también una parte mayor de la célula. El núcleo se halla situado dentro de la masa del citosoma, si bien está separado de él mediante una membrana.

La parte de protoplasma viviente situada dentro del núcleo se conoce con el nombre de ***nucleoplasma.*** La porción fluida, transparente y viscosa del citosoma es el ***citoplasma.*** Por consiguiente, los calificativos de nucleoplasma y

Escaneado con CamScanner

citoplasma se refieren al protoplasma localizado en diferentes partes del protoplasto.

Núcleo. Cada protoplasto típico contiene un solo núcleo bien visible (fig. 2-1). Sin embargo, en algunas formas vegetales inferiores, la situación es algo diferente. En las algas verdeazuladas, el protoplasto carece de un núcleo definido, aunque se halle presente la materia que lo constituye. En algunas otras especies de algas y en algunos hongos el protoplasto es plurinucleado (organización cenocítica). En las plantas con semillas algunas células que se han vuelto anormales por la edad, enfermedades o lesiones, así como también algunas células reproductoras, son asimismo plurinucleadas. No obstante, normalmente cada célula posee un núcleo único.

El núcleo es típicamente esférico u ovoide, pero su forma varía en relación con la forma de la célula. En general, puede existir una relación directa entre el tamaño del núcleo y el de la célula, pero esta relación no se da siempre. Al aumentar la célula su tamaño el núcleo no aumenta en la misma proporción, por lo que este último ocupa un espacio relativamente menor en las células adultas. Aunque el tamaño del núcleo varía desde 1 μ (1/1000 mm) hasta 660 μ de diámetro, el diámetro medio en las células vegetales es de 10 a 15 μ.

El núcleo está constituido por la membrana nuclear, el gel nuclear (cariolinfa), el retículo nuclear, constituido por cromatina, y los nucléolos (fig. 2-1).

El núcleo está separado del citoplasma por una membrana, denominada ***membrana nuclear.*** Posiblemente lo más acertado sea considerar a la membrana nuclear como una estructura morfológica formada por la acción del nucleoplasma. La membrana que rodea al núcleo durante la fase de reposo desaparece en el momento de iniciarse la división nuclear, formándose nuevas membranas cuando han quedado constituidas las nuevas células hijas resultado de la división.

El cuerpo del núcleo encerrado dentro de la membrana nuclear está constituido por una masa densa, gelatinosa, que aparentemente se halla constituida al menos por dos substancias, cada una de las cuales se sabe que tiene una composición química compleja; son éstas el ***gel nuclear*** o ***cariolinfa,*** y la ***cromatina.*** El jugo nuclear, o gel nuclear, es la más abundante de ambas. El material cromatínico se encuentra disperso en el seno del gel nuclear, dando la impresión de formar una red muy amplia o ***retículo*** (fig. 2-1). Esta red aparente de cromatina está suspendida o soportada por el gel nuclear. La cromatina está considerada por la mayoría de los biólogos como el más importante constituyente del núcleo dada su importancia en los modernos conceptos sobre la base física de la herencia.

Durante la división nuclear, la cromatina da lugar a unos cuerpos en forma generalmente de bastón, denominados ***cromosomas*** (fig. 2-2, *C*, *D*). El comportamiento de los cromosomas constituye lo más esencial de la división nuclear. Los modernos estudios sobre genética demuestran que los cromosomas son los

Escaneado con CamScanner

portadores de los materiales hereditarios que se transmiten de una generación a otra. La constancia de la forma y del número de los cromosomas y la regularidad que presentan en su separación y partición en el transcurso de las divisiones nucleares subrayan la importancia de estas unidades en el ciclo vital de un organismo. Se admite actualmente que los factores hereditarios están constituidos por unidades denominadas ***genes***, situadas en los cromosomas. A pesar de que

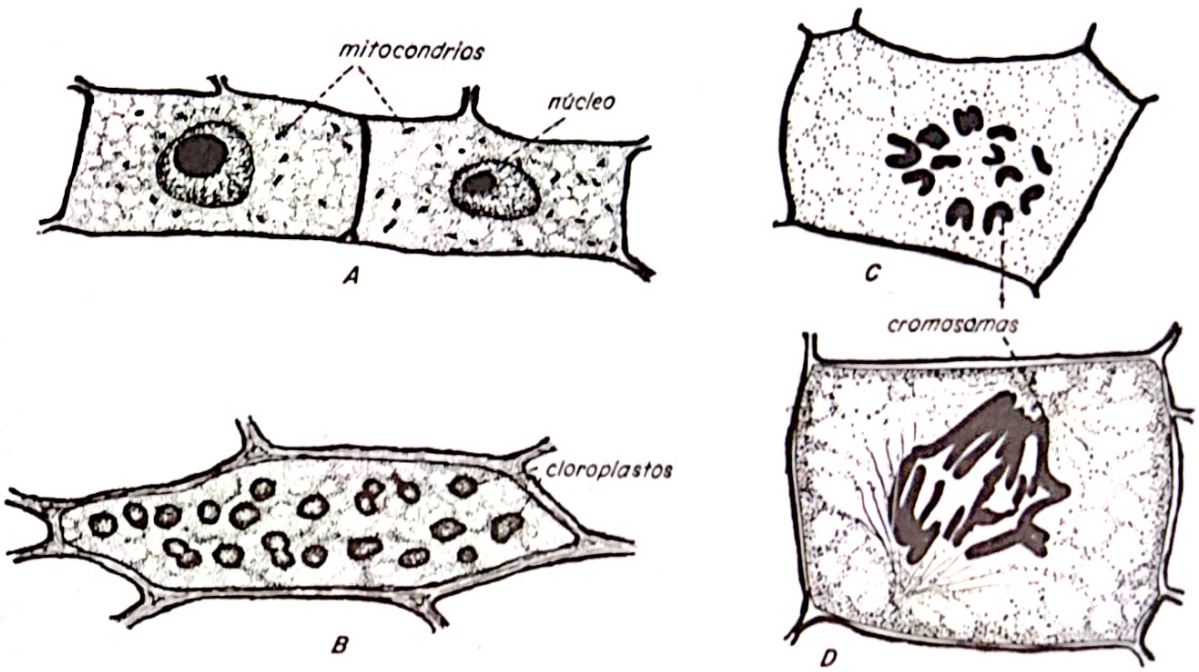


FIG. 2-2. Células. *A*, células en las que se observa el núcleo, el citoplasma y los mitocondrios; *B*, célula de hoja de musgo con cloroplastos; *C*, *D*, células del ápice de la raíz, en las que se observan los cromosomas durante la división nuclear.

los genes son ultramicroscópicos, la observación de los rasgos estructurales de los cromosomas, visibles durante las primeras fases de la división nuclear, contribuye a confirmar el supuesto de que los genes se hallan localizados a lo largo de los cromosomas. Son los factores que localizados en los cromosomas, determinan el desarrollo de las características del organismo. Sus acciones e interacciones condicionan el desarrollo de los caracteres hereditarios. Aun cuando normalmente los genes sean estables, pueden cambiar o mutar. Las mutaciones que tienen lugar en los organismos vivos son las piedras angulares de la evolución.

Además del gel nuclear y de la cromatina, se encuentran en el núcleo unas estructuras conocidas con el nombre de ***nucléolos.*** A menudo existe un solo nucléolo en cada núcleo, pero su número varía en células diferentes. El nucléolo puede describirse como una formación esferoidal de aspecto generalmente homogéneo, desprovista probablemente de membrana. En las imágenes obtenidas mediante el microscopio electrónico, aparece constituido por un retículo de partículas, en forma de bastón y por un jugo nucleolar. El material exterior, débil-

Escaneado con CamScanner

mente coloreable, descrito y representado en ocasiones, es probablemente un artefacto, ya que no se observa con el microscopio de contraste ni en preparaciones por congelación. El nucléolo puede ser importante en el metabolismo celular. Esta interpretación se basa en comparaciones de núcleos de células que se dividen activamente en los extremos de las raíces, con los de las células menos activas situadas por encima de dichas extremidades. Los nucléolos son mayores y más ricos en ácido ribonucleico (RNA) en las células activas que en las inactivas.

Determinados investigadores confirman la opinión de que el núcleo es el centro de la actividad fisiológica, especialmente el centro de formación por lo menos de ciertos enzimas que frecuentemente actúan en otras regiones celulares. El núcleo desempeña asimismo un importante papel en la división celular y en la herencia.

Citosoma. El material que constituye el citosoma es el ***citoplasma,*** o parte del protoplasma general con exclusión del núcleo. La densidad del citoplasma varía, pero, en general, es más fluido que el nucleoplasma. Es de consistencia fluida, semifluida o viscosa, y con frecuencia pueden observarse corrientes en su interior. El citoplasma es una emulsión coloidal muy fina, y su fluidez refleja probablemente si los coloides se encuentran en estado de sol o de gel. El citoplasma es de color hialino y de aspecto granuloso o espumoso. El aspecto granular depende probablemente de la inclusión de partículas alimenticias, productos de deshecho y otros materiales. El citoplasma propiamente dicho es generalmente proteínico. A veces se observan en el citoplasma dos regiones diferenciadas, una externa, denominada ***membrana plasmática,*** o ***ectoplasto,*** y una parte interna que recibe el nombre de ***endoplasto.***

La parte más exterior, o periferia del citosoma está organizada constituyendo una parte limitante, llamada ***membrana plasmática.*** Está adosada a la membrana celular siempre que ésta se halle presente. Dicha membrana separa al protoplasto de su ambiente inmediato. A veces se reconoce por su aspecto claro, que la distingue del endoplasto más granular, del que difiere por su naturaleza física. Probablemente la opinión más acertada es que la membrana plasmática está compuesta por una densa emulsión coloidal de proteínas, grasas y agua, habiendo sido descrita como un gel concentrado. Debido a su permeabilidad selectiva, la membrana plasmática es una estructura extraordinariamente importante del protoplasto. Toda acción osmótica, así como también la absorción de substancias, tanto orgánicas como inorgánicas por parte de la célula, dependen de la permeabilidad de la membrana celular. El ***endoplasto*** es la porción interna, más granular, del citosoma.

Plastidios. Los plastidios son formaciones fácilmente visibles e importantes que, en grado considerable, tienen una existencia independiente en la masa del citosoma. Existen varios tipos diferentes, cada uno de los cuales realiza una función fisiológica determinada y que a menudo se distinguen por su color específico. El cuerpo del plastidio se denomina ***estroma.*** Los plastidios se originan pro-

Escaneado con CamScanner

bablemente de la división de otros plastidios preexistentes, de la misma manera a como los núcleos se originan de otros núcleos y nunca existe formación *de novo* (neoformación) en el citoplasma. En las hojas delgadas de los musgos y en las algas pueden observarse plastidios en estado de división. Los plastidios pertenecen a diferentes tipos, a saber, ***leucoplastos***, que son incoloros; ***amiloplastos***, que contienen almidón; ***cloroplastos***, que poseen clorofila y pigmentos carotinoideos, y ***cromoplastos***, que contienen pigmentos carotinoideos, pero carecen de clorofila. Frecuentemente se consideran también como plastidios las ***manchas oculares***, formaciones brillantemente coloreadas, generalmente de color rojo, presentes regularmente en las algas móviles y en las células reproductoras de muchas de las algas superiores.

Los ***leucoplastos*** son microscópicos y de tamaño variable. Los de mayor tamaño son los llamados ***amiloplastos*** (formadores de almidón) y su función es la de almacenar almidón de reserva. Este almidón se forma con hidratos de carbono elaborados y se deposita dentro del cuerpo o estroma del amiloplasto.

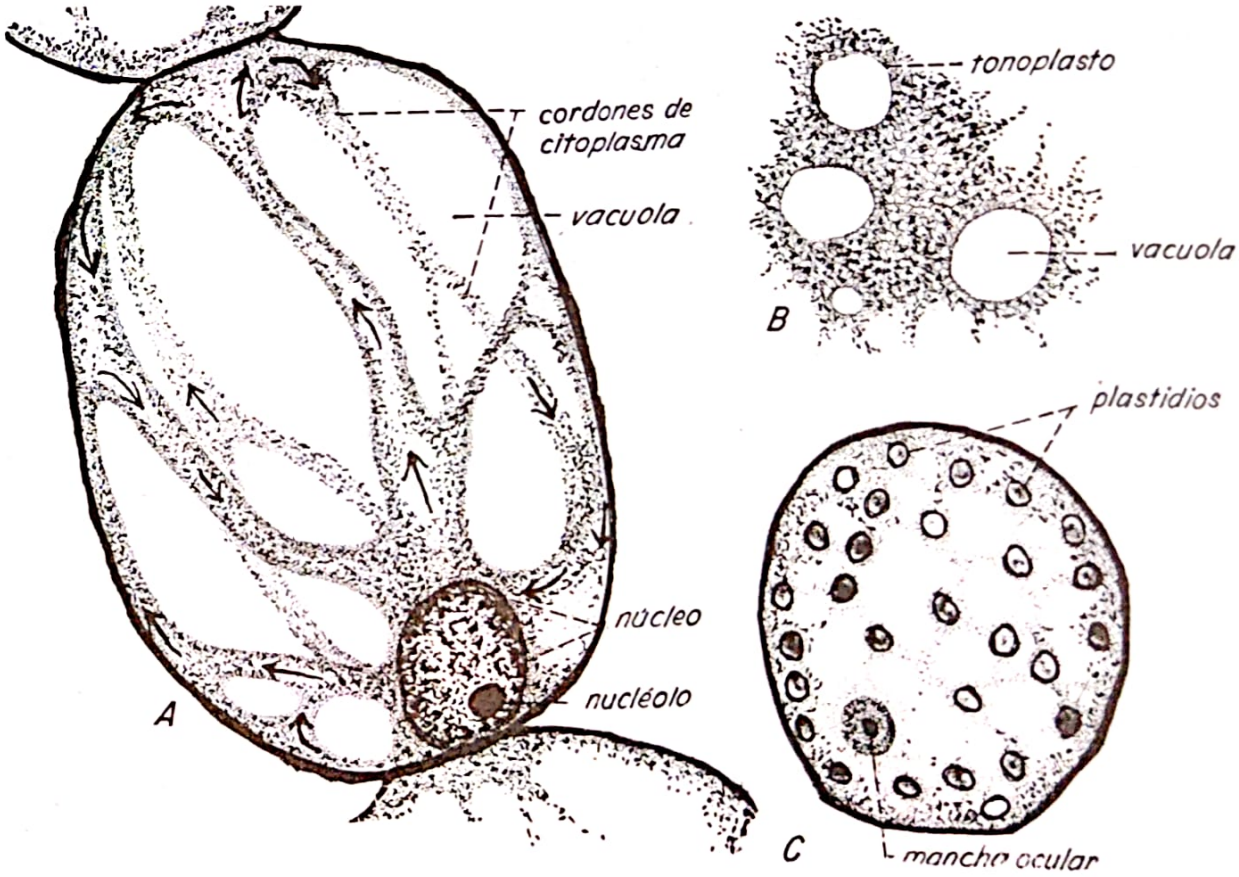


FIG. 2-3. Estructura de la célula. *A*, *B*, estructura del protoplasma; *A*, célula de un pelo estaminal de *Tradescantia*, las flechas señalan la dirección de las corrientes de citoplasma; los gránulos que se aprecian en el citoplasma se mueven a una velocidad de 10 μ por segundo; *B*, vacuolas y estructura del citoplasma en el huevo de *Ceratozamia*, gimnosperma; *C*, zoospora del alga *Cutleria*.

Escaneado con CamScanner

Los ***cloroplastos*** se originan frecuentemente a partir de pequeños leucoplastos y son los más importantes de todos los plastidios debido a la presencia en ellos de pigmentos verdes clorofílicos, que intervienen en el proceso que determina la formación de los hidratos de carbono. Los cloroplastos de las plantas superiores son formaciones pequeñas, esféricas, ovoides o en forma de disco. En las algas son frecuentemente mayores y en algunos grupos ofrecen formas muy particulares, como ocurre con los plastidios radiados de *Zygnema* y los espiralados de *Spirogyra* (fig. 15-12).

Los plastidios anaranjados, amarillos y rojos, denominados ***cromoplastos***, deben su coloración a la presencia de pigmentos carotinoideos y se encuentran generalmente en muchos frutos y flores (fig. 3-1). En algunos casos los cromoplastos se originan a partir de cloroplastos. Este es el caso del tomate el cual, en su desarrollo, cambia desde el ovario esencialmente incoloro de la flor, que contiene únicamente leucoplastos, al fruto inmaturo de color verde con cloroplastos, hasta que finalmente se originan en él los cromoplastos con pigmentos rojos, y amarillos al alcanzar la madurez. En tales casos, los pigmentos rojos y amarillos parecen guardar la misma relación con el estroma de los cromoplastos que la guardada por el pigmento verde en los cloroplastos. En otros cromoplastos, el pigmento aparece en forma de cristales.

La ***mancha ocular*** de los vegetales inferiores parece tratarse de un plastidio (fig. 2-3 *C*). En algunos géneros posee ciertamente un estroma y pigmentos, siendo sensible a la luz. En otros casos, la naturaleza plastídica de la mancha ocular no resulta tan clara.

Mitocondrios y microsomas. Otras formaciones muy pequeñas se encuentran casi universalmente presentes en el citoplasma tanto en los vegetales como en los animales. A pesar de que son muy abundantes, no es fácil su observación, si no es empleando determinadas técnicas de tinción. Los ***mitocondrios***, denominados a veces condriosomas, han sido descritos como «substancias que aparecen en forma de gránulos, bastones y filamentos en casi todas las células vivas». Durante algún tiempo después de su descubrimiento, sus funciones no se conocían bien, pero actualmente se ha demostrado que los mitocondrios contienen enzimas y coenzimas que intervienen en la respiración. Son, pues, importantes para el metabolismo celular.

Los estudios realizados mediante el microscopio electrónico indican que los mitocondrios poseen una complicada organización interna. Existen algunos indicios de que se originan por división a partir de mitocondrios preexistentes, como en el caso de los plastidios.

El microscopio electrónico ha revelado igualmente la existencia de los ***microsomas***, partículas extraordinariamente pequeñas y casi esféricas cuyo diámetro oscila entre 60 y 200 mμ. Parecen originarse en el núcleo, desde el cual son expulsadas al citoplasma. En el citoplasma intervienen activamente en la síntesis de proteínas.

Escaneado con CamScanner

Vacuolas. Dentro del cuerpo del citosoma, existen generalmente una o varias cavidades llenas de líquido, denominadas ***vacuolas.*** Las vacuolas pueden ser de dos clases, ***vacuolas acuosas*** (fig. 2-3) y ***vacuolas oleosas.*** Las primeras contienen una disolución de substancias orgánicas e inorgánicas, denominadas colectivamente ***jugo celular.*** Las substancias disueltas en el jugo celular pueden ser antocianinas, flavonas, ácidos orgánicos y sus sales, compuestos inorgánicos, azúcares y muchas otras substancias. Las células jóvenes contienen a menudo muchas vacuolas acuosas pequeñas. Al ir aumentando el tamaño de la célula, las vacuolas van creciendo hasta que finalmente se fusionan, por lo que en las células adultas existe generalmente una gran vacuola

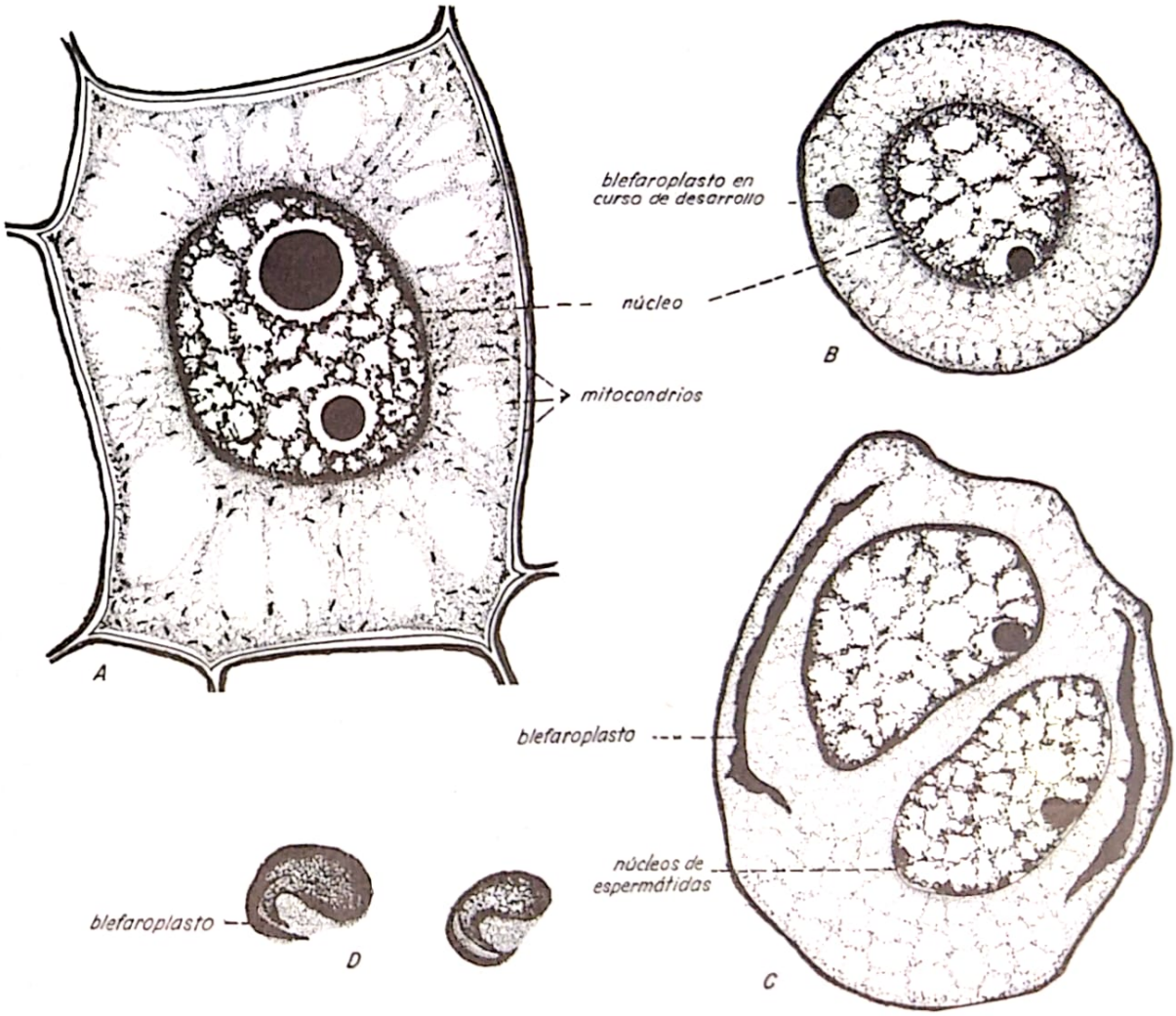


FIG. 2-4. Formaciones citosómicas. *A*, célula de *Narcissus* del extremo de la raíz con mitocondrios; *B*, *C*, desarrollo del blefaroplasto en células espermáticas de *Ceratozamia*; *B*, célula madre joven de los espermatozoides; *C*, estadio ulterior con blefaroplastos y espermatozoides mayores; *D*, espermatozoides de *Equisetum* con blefaroplastos maduros.

Escaneado con CamScanner

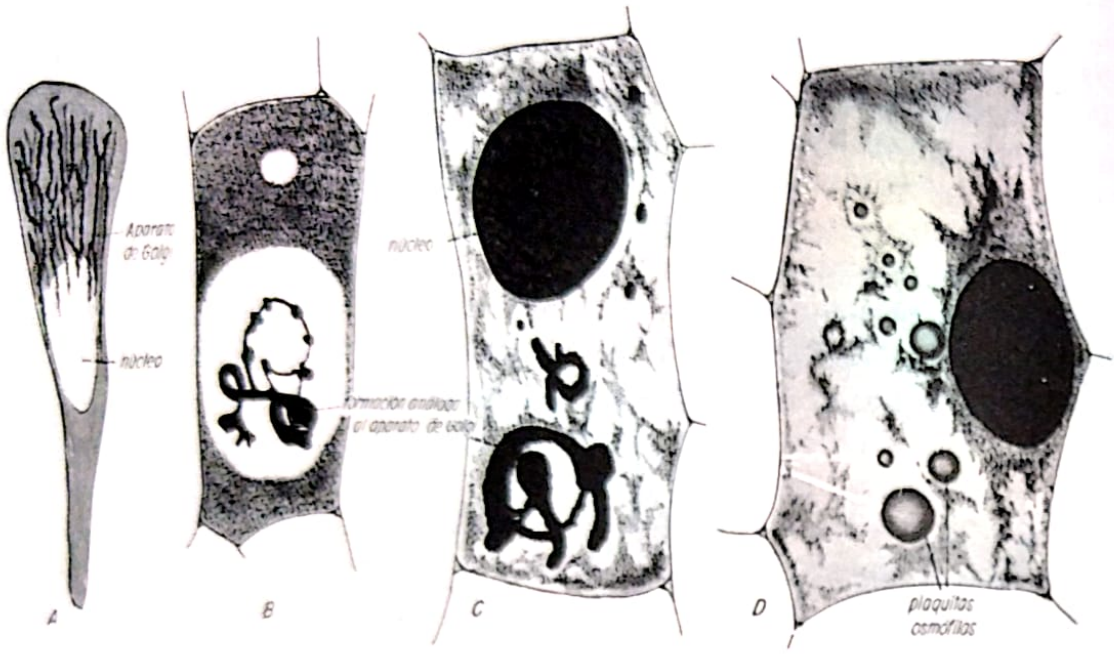


FIG. 2-5. Aparatos de Golgi y otras formaciones citosómicas. *A*, aparato de Golgi reticulado en el epitelio gástrico de un animal; *B*, *C*, formaciones análogas al aparato de Golgi en células del ápice de la raíz del lirio; *D*, plaquitas osmófilas en una célula del extremo de la raíz de *Allium*. *(B-D, modificado de McIlvaine en Proc. Penn. Ac. Sci., 1934.)*

situada en el centro de la célula, ocupando el citoplasma una posición periférica, adosado a la pared celular (fig. 7-2). Cada vacuola acuosa está rodeada por una capa de citoplasma modificado denominada ***tonoplasto*** (fig. 2-3, *B*). Las vacuolas oleosas son gotitas de aceite y nunca alcanzan las grandes dimensiones de las vacuolas acuosas.

Substancias ergásticas. En el citosoma se encuentran asimismo una considerable variedad de inclusiones no vivas denominadas ***substancias ergásticas.*** Algunas de ellas están incluidas en el citoplasma mientras que otras se localizan en las vacuolas. La mayoría de estas inclusiones son alimentos, bien de reserva o en tránsito de una parte a otra de la célula o del organismo. La grasa y gotitas de aceite, el almidón, las proteínas, los cristales de oxalato cálcico, de carbonato cálcico y de sílice son inclusiones corrientes.

Centrosoma. El ***centrosoma*** es una pequeña zona del citosoma situada en las proximidades del núcleo. Se halla regularmente presente en las células animales, en las de los vegetales inferiores, y en las células reproductoras de algunas otras formas. En las células que no se dividen, o metabólicas, aparece como una zona clara y con frecuencia tiene en el centro un corpúsculo muy coloreable denominado ***centríolo.*** Al verificarse la división celular se forma alrededor del centrosoma un sistema de radiaciones citoplasmáticas que, en conjunto reciben el nombre de ***aster.***

Blefaroplasto. El término de ***blefaroplasto*** se aplica generalmente a aquellas estructuras de las que surgen los flagelos en las células masculinas móviles

de los vegetales. La manera de formarse y la estructura interna del blefaroplasto son muy variables. En la mayoría de los vegetales estudiados, se origina a partir de un corpúsculo semejante al centríolo (fig. 2-4). Finalmente adquiere una forma y una posición relacionadas con los cilios o flagelos que en la madurez parecen estar unidos a él.

Varios investigadores han señalado otras inclusiones citosómicas como son el ***aparato de Golgi***, las ***plaquitas osmófilas***, y los ***canales citosómicos***, presentes en determinadas células (fig. 2-5). Algunas de ellas se han indicado principalmente en células animales. Algunos citólogos han considerado a estas formaciones como artefactos.

LA MEMBRANA CELULAR

La membrana celular se origina a consecuencia de la actividad del protoplasto; es decir, está formada por el protoplasto. La presencia de membranas celulares rígidas es la característica primordial de los tejidos vegetales en lo que se refiere a su estructura. Las células animales carecen de tales membranas, poseyendo en cambio únicamente membranas limitantes muy delgadas que rodean a los protoplastos.

En los tejidos jóvenes la membrana celular consta de una sola capa, mientras que en los tejidos más viejos está formada por dos o más capas. La membrana de una célula joven recibe el nombre de ***membrana o capa primaria.*** Los espesamientos adicionales reciben el nombre de capas secundarias y terciarias o, colectivamente, el de ***espesamientos secundarios.*** Cuando tales espesamientos secundarios están ya formados, la capa primaria recibe generalmente el nombre de ***lámina media.*** Los espesamientos secundarios se depositan generalmente sobre la membrana celular primaria de una manera irregular, especialmente en aquellas membranas en que el engrosamiento es muy acusado. En estas membranas quedan lugares sin engrosar que reciben el nombre de ***puntuaciones***, que algunas veces están distribuidas de una manera muy uniforme por la membrana celular. En algunas células, los ulteriores espesamientos sobresalen del borde de estos lugares sin engrosar, en cuyo caso las puntuaciones reciben el nombre de ***puntuaciones rebordeadas*** (fig. 2-8, *B*). Las puntuaciones que carecen de tales rebordes reciben el nombre de ***puntuaciones sencillas.***

Las membranas celulares están formadas por diferentes substancias. La membrana celular primaria, o lámina media, está constituida generalmente por ***substancias pécticas*** tales como el pectato cálcico. Las substancias pécticas son coloides hidrófilos, es decir, coloides capaces de absorber y retener el agua. Las membranas exteriores de los pelos radicales están formadas igualmente por tales substancias. Entre las substancias que se encuentran en las membranas secundarias, la más frecuente es con mucho la ***celulosa.*** Esta substancia está tan

Escaneado con CamScanner

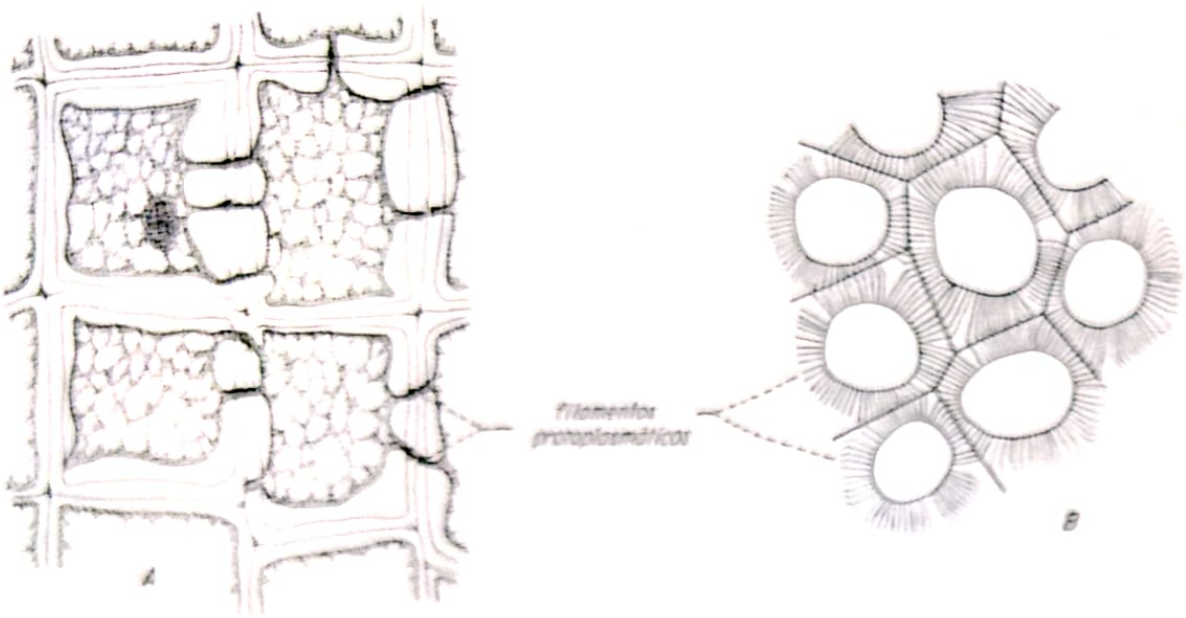


FIG. 2-6. Plasmodesmos. *A*, en membranas de células parenquimatosas del tallo de *Cryptomeria*; *B*, en membranas del endospermo de *Diospyros*. *(Dibujos por H. Deuss Hill.)*

ampliamente difundida en las membranas celulares de los vegetales que se considera como un rasgo característico de éstos. Es precisamente la celulosa la que condiciona la mayor o menor rigidez de las membranas vegetales, en contraste con las membranas flexibles de las células animales. Las membranas celulósicas son fácilmente permeables al agua y a la mayoría de las substancias disueltas en ella que se encuentran en las células vegetales. La celulosa se encuentra generalmente en las membranas vegetales independientemente de las otras substancias que puedan hallarse presentes. Las membranas celulares contienen a veces ***hemicelulosas***, substancias orgánicas complejas relacionadas con la celulosa pero no tan insolubles. Prestan resistencia a las membranas celulares. Se encuentran en las membranas de las células de algunas semillas y en otras partes del vegetal.

Las membranas celulares de las partes leñosas de los vegetales están reforzadas por una substancia orgánica compleja denominada ***lignina.*** La lignina proporciona gran dureza y rigidez a las membranas, pero no impide el paso del agua y de las substancias en ella disueltas. Las células endurecidas por depósitos de lignina se dice que están lignificadas. La lignina substituye a las substancias pécticas en la lámina media de las células del leño y en parte se añade al contenido celulósico de los espesamientos secundarios. La combinación de la lignina con la celulosa (lignocelulosa) es lo que presta a la madera muchas de sus propiedades.

La ***cutina*** y la ***suberina*** son substancias céreas estrechamente relacionadas que se encuentran en las membranas de las células que se hallan en contacto con la atmósfera. La cutina está limitada a los tejidos epidérmicos, como son los que se encuentran en las hojas, tallos jóvenes, flores y frutos, mientras que la suberina se encuentra únicamente en las células del corcho propias del tallo, de la raíz o

Escaneado con CamScanner

de otros órganos del vegetal. Ambas substancias impermeabilizan en mayor o menor grado a las células de cuyas membranas forman parte, restringiendo con ello la pérdida de agua por evaporación desde el interior del órgano en que se encuentran. Además de las substancias mencionadas hasta ahora, se encuentran ocasionalmente en las membranas de las células vegetales muchos tipos de substancias inorgánicas diferentes. Algunas de ellas hacen que dichas membranas sean muy duras y frágiles.

Plasmodesmos. Los protoplastos de células adyacentes se relacionan a veces entre sí mediante hebras extremadamente finas de citoplasma que atraviesan las membranas celulares. Estas hebras reciben el nombre de ***plasmodesmos*** (figura 2-6). En las células corrientes, son generalmente tan finos que resultan invisibles al microscopio a menos que se utilice alguna técnica especial para ponerlos de manifiesto. Se observan muy a menudo en las células de los helechos y gimnospermas y en las membranas del endospermo, tejido de reserva que se encuentra en determinadas semillas. Aunque raras veces puedan observarse, se estima que se hallan generalmente presentes en las células vivas de los vegetales.

DIFERENTES TIPOS DE CÉLULAS, TEJIDOS Y SISTEMAS DE TEJIDOS

En los vegetales más sencillos todo el cuerpo del vegetal consta de una sola célula o de una colonia de células esencialmente análogas. Como quiera que esta clase de vegetales son generalmente acuáticos, todas las células se hallan en contacto directo con el agua y las substancias alimenticias en ella contenidas. A consecuencia de ello existe escasa diferencia entre las células, tanto en lo que se refiere a su forma como a las funciones que realizan. En los vegetales de organización más compleja, especialmente en las plantas terrestres, se establece una «división del trabajo» entre las distintas células. A consecuencia de ello se originan tejidos especializados y los órganos del vegetal están constituidos por diferentes clases de células, que manifiestan una considerable variación en lo que se refiere al tamaño, forma y características generales.

En las plantas superiores es donde se manifiesta la mayor diversidad de forma y de estructura del cuerpo del vegetal. En estos vegetales ningún órgano es independiente de los demás, sino que todos trabajan conjuntamente en la realización de las funciones vitales del vegetal como un todo. Ello se realiza en virtud de un elevado grado de especialización en las células y mediante el desarrollo de un sistema de tejidos muy complejo.

Un ***tejido***, en el sentido más general del término, puede considerarse constituido por un grupo de células semejantes que realizan una función común. Este tipo de tejido se denomina generalmente ***tejido sencillo.*** No obstante, a menudo se aplica dicho término a agrupaciones más complejas de células, algu-

Escaneado con CamScanner

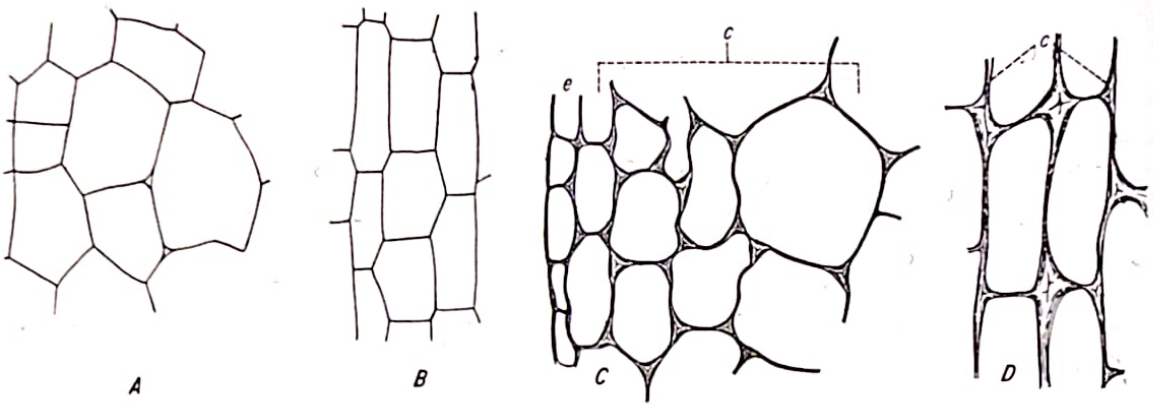


FIG. 2-7. *A*, *B*, células de parénquima de la planta del bálsamo *(Impatiens sultani)*; *A*, en sección transversal, y *B*, en sección longitudinal; *C*, *D*, células de colénquima de la misma planta; *C*, en sección transversal, y *D*, en sección longitudinal; *e*, epidermis; *c*, colénquima. *(Dibujos de Florence Brown.)*

nas de las cuales pueden diferir considerablemente de otras, pero todas las cuales trabajan juntas como una unidad. A estas agrupaciones puede dárseles el nombre de ***tejidos complejos.*** Tal es el caso de determinados tejidos como el floema y el xilema. El nombre de un tejido sencillo se aplica con frecuencia también al tipo de células de que está compuesto, como ocurre con el parénquima, el colénquima y el esclerénquima, todos ellos tejidos sencillos.

Parénquima. El más común de todos los tipos y tejidos vegetales, si no el más abundante, es el parénquima. Es el tipo fundamental de tejido del que derivan por especialización todos los demás. El tejido parenquimatoso (fig. 2-7, *A* y *B*) está constituido típicamente por células de paredes delgadas aproximadamente isodiamétricas, es decir, no mucho más largas que anchas. Las células individuales pueden ser esféricas, cúbicas, poliédricas, frecuentemente con 14 caras, irregulares o de otras formas. Contienen generalmente un compuesto protoplasmático vivo y conservan su capacidad de división aun cuando ésta no tenga lugar nunca después de haber alcanzado la madurez. Las células parenquimatosas de las puntas de las raíces y de los tallos en crecimiento constituyen el denominado ***tejido meristemático.*** Estas células se hallan en un estado de división activa, dando origen de este modo a los tejidos primarios del vegetal. Las células parenquimatosas se encuentran en todos los órganos del vegetal. Cuando el tejido parenquimatoso contiene cloroplastos, se denomina ***clorénquima.*** La epidermis, que es la capa celular más externa de los tallos jóvenes, raíces jóvenes, hojas, partes de la flor, y frutos, está formada por células parenquimatosas algo especializadas.

Colénquima. El tejido así denominado (fig. 2-7, *C* y *D*) está constituido por células algo alargadas con espesamientos celulósicos en sus membranas en forma de tiras localizadas generalmente en los ángulos de las células. Éstas conservan generalmente su contenido protoplasmático por lo que permanecen vivas en la madurez. El colénquima se encuentra generalmente inmediatamente por

Escaneado con CamScanner

debajo de la epidermis en las partes externas de los tallos herbáceos y en los pecíolos y venas centrales de las hojas. Es principalmente un tejido de sostén temporal.

Esclerénquima. El espesamiento y endurecimiento extremados de las membranas de las células parenquimatosas determina la formación de un tejido fibroso o pétreo denominado esclerénquima. Las células del esclerénquima se caracterizan por sus puntuaciones sencillas, no rebordeadas. Las membranas son muy duras y a menudo alcanzan tal espesor que sólo dejan una cavidad muy reducida en el interior de la célula. Estas células, cuando alcanzan la madurez mueren y pierden su contenido protoplasmático. Prestan fortaleza y soporte al tallo y protegen a los tejidos interiores más blandos. Existen dos clases principales de células esclerenquimatosas, las ***células pétreas*** y las ***fibras de esclerénquima.*** Las ***células pétreas*** (figura 2-10, *E*) presentan muchas formas irregulares, pero nunca son más largas que anchas. Pueden presentarse aisladas o en grupos. Se hallan en muchas partes de la planta, pero especialmente en los frutos y semillas. La cáscara de las nueces contiene muchas células pétreas. Los nódulos duros que se encuentran en la pera están constituidos por células pétreas.

Las ***fibras de esclerénquima*** (figura 2-10, *C* y *D*), son células muy alargadas, generalmente con los extremos puntiagudos o afilados y con puntuaciones no rebordeadas en las membranas. En este aspecto difieren de otras fibras que se encuentran en la madera. Las fibras de esclerénquima son generalmente células muertas de paredes muy gruesas y cavidades muy reducidas. Se presentan frecuentemente en grupos formando cordones longitudinales que constituyen elementos fortalecedores muy eficientes en el tallo. Las cuerdas y los géneros de hilo están formados por fibras esclerenquimatosas vegetales, especialmente de cáñamo y lino, respectivamente. Las fibras de esclerén-

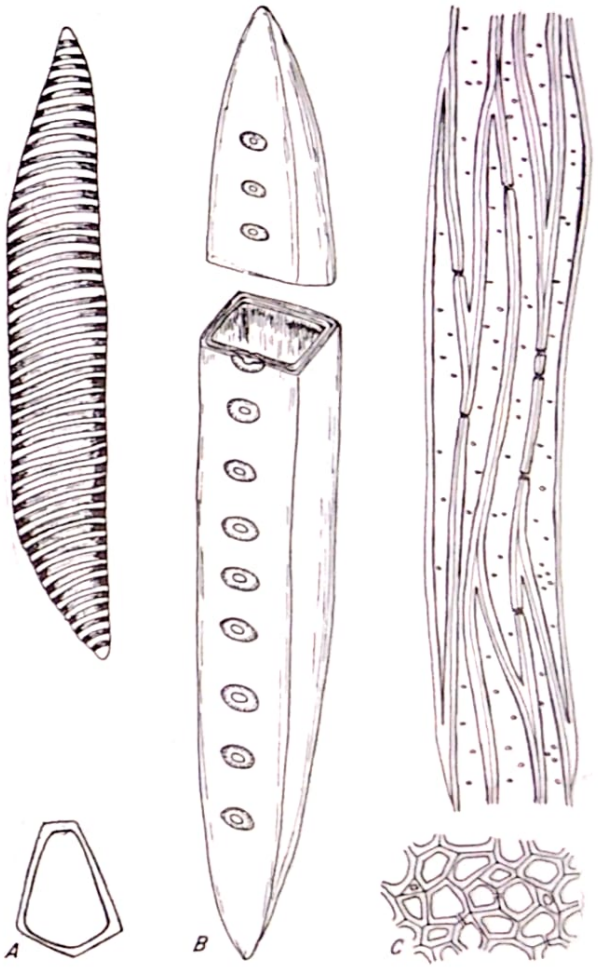


FIG. 2-8. A, sección transversal y vistas longitudinales de una traqueida del tallo de un helecho *(Onoclea sensibilis)*; *B*, traqueida con puntuaciones rebordeadas del tronco del pino blanco *(Pinus strobus)*; *C*, fibras leñosas del tronco de fresno *(Fraxinus)* en secciones longitudinal y transversal. *(Dibujos de Florence Brown.)*

Escaneado con CamScanner

quima se denominan atendiendo a la parte del tallo en que se encuentran. Así existen fibras epidérmicas, corticales, de floema, y otras.

Xilema y floema. En los tallos de las plantas se distinguen las regiones: epidérmica, cortical y conductora o vascular. La región conductora está constituida por floema y xilema. El floema forma parte de la corteza de los vegetales mientras que el xilema constituye la madera. La región conductora o vascular, se extiende desde las raíces y a través del tallo hasta las hojas, flores y frutos. El sistema vascular de los vegetales contiene muchas células especializadas.

Xilema. Las células de la madera son muy alargadas y tienen sus membranas muy gruesas. La forma y extensión del espesamiento en las células del xilema son muy variadas dando lugar a algunos tipos de células muy particulares. Las diferentes clases de células que integran el xilema varían según las plantas, pero éste puede constar de parénquima, traqueidas, vasos y fibras leñosas. El ***parénquima xilematoso*** es muy parecido al parénquima ordinario, aunque a menudo presenta las paredes celulares más gruesas, y desempeña principalmente funciones de reserva. Las ***células de los radios leñosos*** son también de parénquima. Las ***fibras leñosas*** (fig. 2-8, *C*) son de estructura semejante a las fibras ya descritas y proporcionan solidez y soporte. Se caracterizan por sus puntuaciones rebordeadas. Las ***traqueidas*** (fig. 2-8, *A* y *B*) son células muertas, alargadas, con los extremos aguzados y una cavidad interior o lumen bastante amplia. Las membranas están algo engrosadas y generalmente son punteadas. La madera de pino está constituida casi exclusivamente por traqueidas.

Los ***vasos*** son cadenas de células cilíndricas, alargadas y muertas unidas por sus extremos, generalmente con desaparición de las membranas de los extremos, formando de este modo largos tubos o conductos por los cuales son transportados el agua y las sales minerales en ella disueltas. Las paredes están engrosadas interiormente de diferentes maneras mediante anillos de espesamiento ***(vasos anillados o anulares)*** (fig. 2-9, *A*), espirales ***(vasos espiralados)*** (fig. 2-9, *B* y *D*) o bandas transversas irregulares que se extienden parcialmente por la cara interior ***(vasos escalariformes)*** (fig. 2-9, *E*). En algunos vasos, la membrana está más o menos uniformemente engrosada salvo en las puntuaciones ***(vasos punteados)*** (fig. 2-9, *F*). En conjunto el xilema es el tejido conductor de agua y fortalecedor de la planta.

Floema. También varía la composición celular del floema en las diversas plantas, pudiendo estar formado por parénquima floematoso, fibras, tubos cribosos, y células acompañantes. Los dos tipos primeramente citados han sido ya descritos anteriormente. El tipo de células más características del floema son los tubos cribosos. Los ***tubos cribosos*** (fig. 2-10, *A*) están constituidos por filas longitudinales de células vivas, alargadas, de paredes delgadas y cavidades más bien grandes. Las membranas de los extremos están perforadas, formando las denominadas ***placas cribosas*** (fig. 2-10, *A* y *B*). En los tipos más primitivos de plantas vasculares existen también placas cribosas a lo largo de las membranas

Escaneado con CamScanner

laterales de los tubos cribosos. Existe generalmente una gran vacuola central en cada una de las células y una delgada capa periférica de citoplasma. El citoplasma de las células adyacentes está generalmente en comunicación mediante filamentos que atraviesan las placas cribosas que las limitan. Adyacentes a los tubos cribosos y relacionadas con ellos mediante poros se encuentran generalmente una o más hileras de células alargadas más pequeñas denominadas ***células acompañantes*** (fig. 2-10, *A* y *B*). Estas células acompañantes constituyen un tipo especializado de parénquima, poseen un citoplasma muy denso y un núcleo muy aparente. Se cree que influyen de alguna manera en la conducción del alimento por los tubos cribosos. El floema es el principal tejido conductor de alimentos de los vegetales.

Sistemas de tejidos. Todos los tejidos que se encuentran en los vegetales pueden agruparse en tres sistemas: el sistema de tejido epidérmico, el sistema de tejido fundamental, y el sistema de tejido vascular.

El sistema de tejido epidérmico. Este sistema está integrado por la capa protectora exterior, o ***epidermis,*** que recubre las hojas, los tallos jóvenes, las

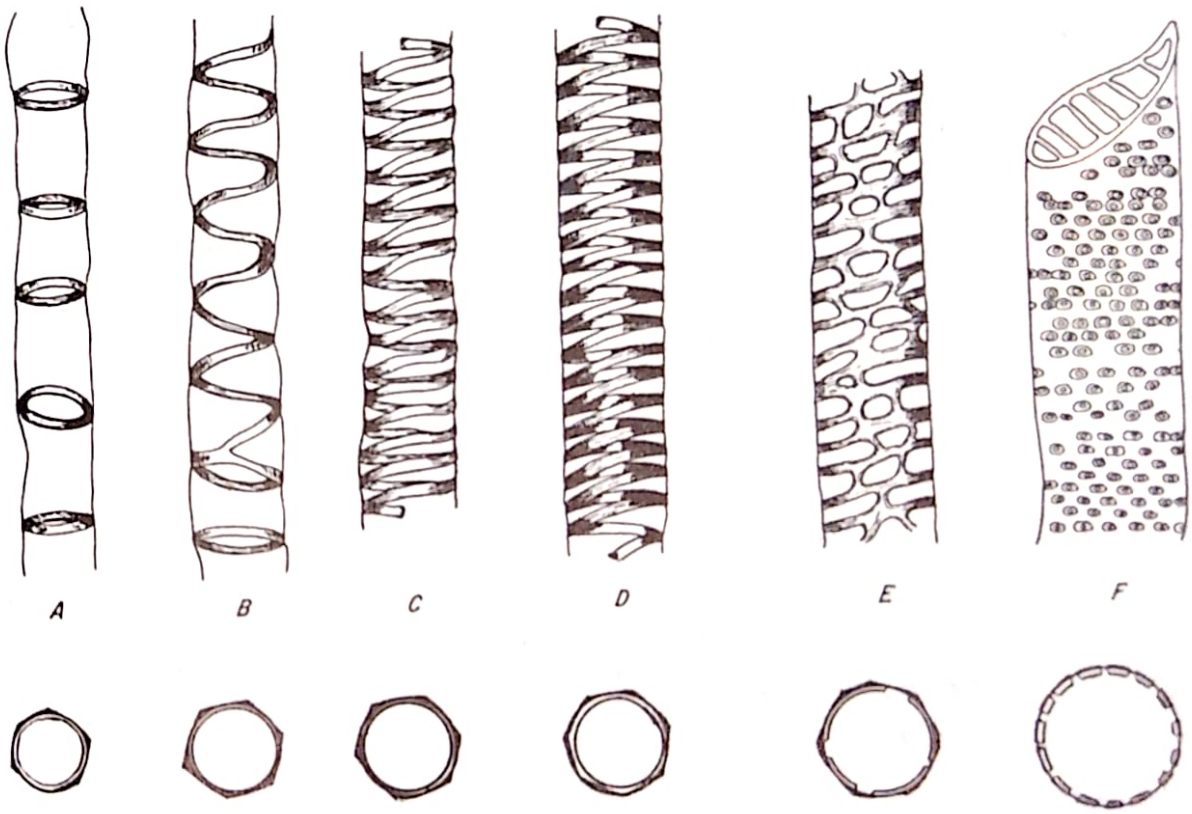


FIG. 2-9. Secciones transversales y longitudinales de segmentos de vasos. *A*, vaso anillado; *B-D*, vasos espiralados; *E*, vaso escalariforme; *F*, vaso punteado con membrana terminal escalariforme. *A-D*, del tallo de la planta del bálsamo *(Impatiens sultani)*; *E*, del tallo del girasol *(Helianthus annuus)*; *F*, del tronco del aliso *(Alnus)*. *(Dibujos de Florence Brown.)*

Escaneado con CamScanner

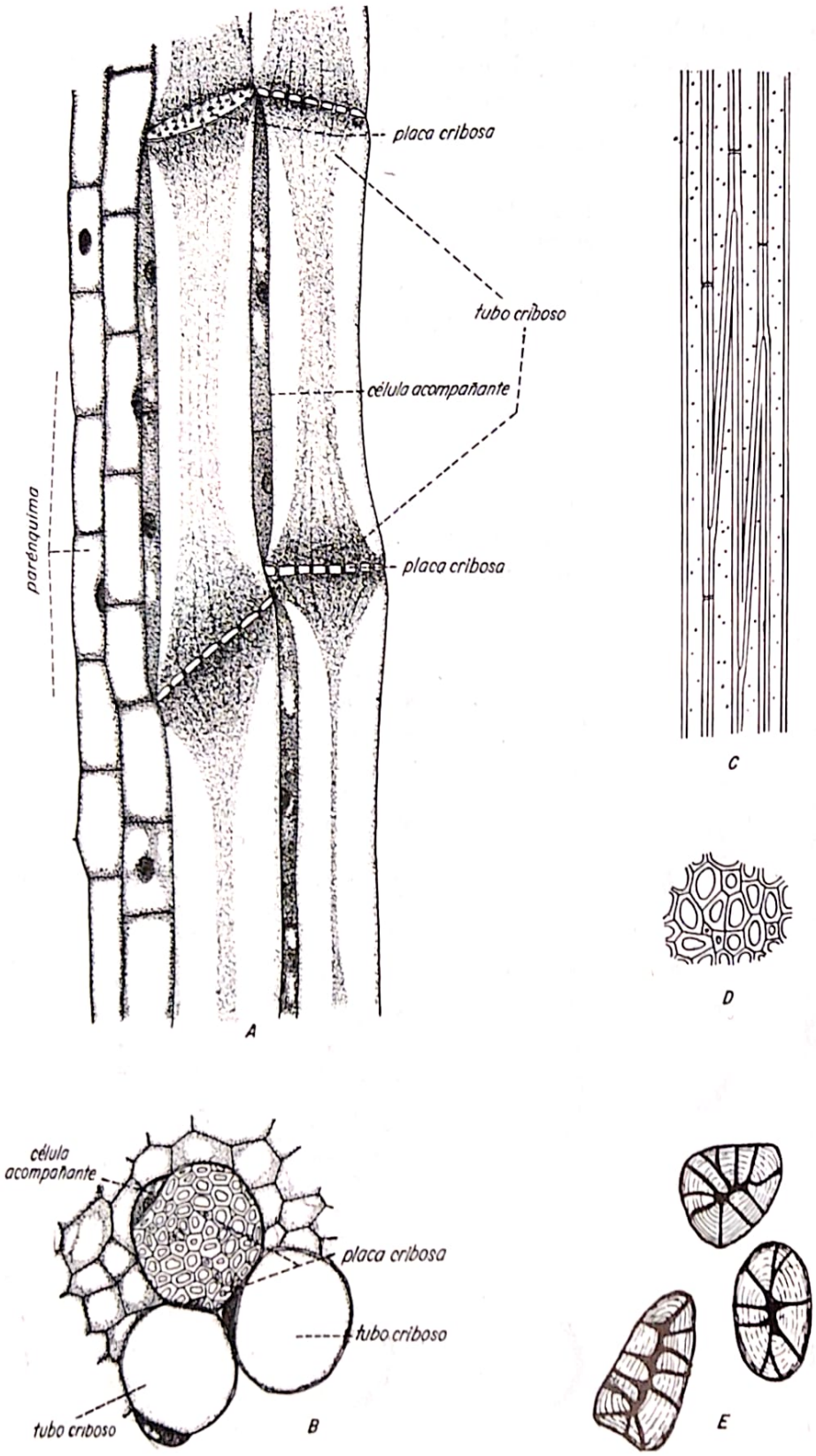


FIG. 2-10. *A*, *B*, secciones longitudinal y transversal del floema del tallo de *Tetracera* en los que se aprecia la estructura; *C*, *D*, secciones longitudinal y transversal de fibras de esclerénquima del tronco de fresno *(Fraxinus)*; *E*, células pétreas del fruto de la pera. *(Dibujos de Florence Brown.)*

Escaneado con CamScanner

raíces jóvenes y las partes de las flores y frutos. Las células que componen la epidermis son células parenquimatosas especializadas. Las células epidérmicas pueden ser de formas muy irregulares debido a la relativa plasticidad de las membranas celulares y a la tensión de todo el tejido. Los ***estomas***, que son poros a través de los cuales se realiza el intercambio de gases con la atmósfera, se encuentran regularmente en la epidermis de las hojas y de los tallos jóvenes. La epidermis consta generalmente de una sola capa de células, pero en ocasiones existen varias capas. En este caso, se denomina epidermis múltiple. Las células epidérmicas presentan generalmente las membranas considerablemente engrosadas. Sobre la membrana celular externa, existe generalmente una cutícula, formada por un depósito de substancia cérea denominado cutina. Esta cutina contribuye a impedir la pérdida de agua por parte del vegetal. La epidermis de los tallos que aumentan de diámetro en cada estación se rompe y desaparece, desarrollándose un tejido suberoso por debajo de la capa epidérmica.

El sistema de tejido fundamental. El sistema de tejido fundamental, o básico, que constituye la parte principal de la raíz joven, del tallo joven y de las hojas, así como también la flor y el fruto, está formado principalmente por células parenquimatosas. Los tejidos internos de la hoja pertenecen casi por completo a este sistema. En la raíz joven, el sistema de tejido fundamental está integrado por el córtex, y en el tallo está constituido por el mismo tejido junto con la medula. Aun cuando la mayor parte de estos tejidos están constituidos por células de parénquima, se encuentran también en ellos células de colénquima y de esclerénquima.

El sistema de tejido vascular. El tercero de los sistemas de tejidos es el vascular. Se trata de un sistema complejo, integrado principalmente por el floema y el xilema que facilitan la circulación del agua, sales minerales y substancias nutritivas, al mismo tiempo que proporciona solidez y aguante al vegetal. En las plantas perennes más viejas, el sistema de tejido vascular constituyen la mayor parte del tronco y de la raíz. La disposición de los tejidos vasculares varía en los diversos órganos del vegetal así como también en las diversas clases de plantas.

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tomás 259. Magdalena

Escaneado con CamScanner

Escaneado con CamScanner

Plantaciones experimentales de flores de vistosos colores en la Universidad del Estado de Pensilvania. *(Fotografía cortesía del Photographic Service, College of Agriculture, The Pennsylvania State University, University Park, Pa.)*

3. La coloración en los vegetales
Pigmentos vegetales

Entre todos los caracteres externos de los vegetales, el más notable y característico es probablemente el color. El color no es únicamente un carácter llamativo de la vegetación, sino que, además, algunos de los pigmentos que lo condicionan están estrechamente ligados a las actividades fisiológicas del propio vegetal. Por consiguiente, el estudio de cómo las plantas viven y se desarrollan requiere el previo conocimiento de los pigmentos vegetales.

Si bien es posible encontrar en el reino vegetal todos los matices y combinaciones de colores del espectro, existe un predominio general de los colores prima-

Escaneado con CamScanner

rios: verde, amarillo, rojo y azul. Estos colores son conferidos a los vegetales por determinados compuestos químicos definidos, o pigmentos, cada uno de los cuales posee un color que le es peculiar. El color particular que presenta un determinado órgano vegetal depende generalmente del predominio de uno u otro de dichos pigmentos o de la combinación de varios de ellos. Cuando determinadas partes del vegetal presentan color blanco, es debido a la falta de tales pigmentos. La luz solar que incide sobre ellas no es absorbida selectivamente como ocurre en las partes coloreadas, sino que es transmitida o reflejada prácticamente sin sufrir modificación, por lo que dichas partes aparecen blancas o incoloras. La opacidad de este blanco es intensificada por el poder de refracción de las membranas celulares y frecuentemente también por la presencia de aire en los tejidos.

Las clorofilas. El color verde tan uniformemente presente en los vegetales es debido a la presencia de dos pigmentos estrechamente emparentados que han sido llamados ***clorofila*** *a* y ***clorofila*** *b*. Estos dos pigmentos se conocen generalmente con el nombre de clorofila. Se encuentran prácticamente en todas las plantas con semillas, helechos, musgos y algas. Pueden formarse en las raíces, tallos, hojas y frutos a condición de que estos órganos estén situados por encima del suelo y queden expuestos a la luz (fig. 3-1, 1, 13). No se hallan normalmente presentes en los tejidos internos donde la luz no penetra, como el leño de un árbol o la carne de una manzana, ni se les encuentra normalmente en los órganos subterráneos como las raíces y tubérculos. Aunque aparentemente falten en las hojas de color rojo o amarillo, cuando se extraen las otras substancias colorantes de estas hojas, puede comprobarse incluso allí la presencia de las clorofilas, que estaba enmascarada por los demás pigmentos. Así, cuando se hierven en agua las hojas de color rojo de *Coleus* o de *Achyranthes* se vuelven de color verde una vez que ha sido extraído el pigmento rojo mediante dicha operación. En cambio, los pigmentos clorofílicos están, efectivamente, ausentes en muchos vegetales inferiores como las bacterias, setas y otros hongos, y en determinadas plantas con flores. La ausencia de clorofila ha modificado profundamente el método mediante el cual dichas plantas obtienen sus alimentos hidrocarbonados. Las plantas verdes son capaces de fabricar sus propios alimentos mediante la clorofila, mientras que las que carecen de ella dependen para su alimentación de otros vegetales o animales.

Situación dentro de la célula. En el interior de las células en que se encuentran, los pigmentos clorofílicos están contenidos en ***cloroplastos.*** Estos cloroplastos son simplemente plastidios que contienen pigmentos clorofílicos (figura 3-1, 7). Un plastidio es una parte más densa de la substancia viva conocida por protoplasma y debe considerarse como el depósito de los pigmentos clorofílicos. Cuando se extraen estos pigmentos, el plastidio permanece. Cuando una planta crece en la obscuridad y debido a ello es más o menos incolora, pueden hallarse leucoplastos en sus células. Si esta planta se lleva a la luz, en estos plastidios pueden formarse pigmentos clorofílicos, con lo que se transformarán en cloroplastos.

Escaneado con CamScanner

Los propios cloroplastos están formados por substancias orgánicas complejas, incluyendo proteínas y otras substancias coloidales. Existen pruebas de que los pigmentos clorofílicos pueden estar ligados químicamente con las proteínas de los cloroplastos. En cualquier caso, se hallan retenidos en estado coloidal. Asociados con las clorofilas, existen también en el cloroplasto dos clases de pigmentos amarillos, carotenos y xantofilas, o carotenoles, que serán considerados más adelante. Así, un cloroplasto contiene cuatro clases de pigmentos, dos de los cuales son verdes y los otros dos amarillos.

Extracción y propiedades. Los pigmentos clorofílicos son insolubles en el agua después de una ebullición prolongada pero pueden extraerse fácilmente de los tejidos verdes empleando alcohol etílico, o espíritu de vino, alcohol metílico, o espíritu de madera, acetona, éter, cloroformo o benceno (benzol). Al emplear estos disolventes se extraen simultáneamente otros pigmentos. Un extracto alcohólico de hojas verdes es una solución que contiene varios pigmentos. Cuando se añade a dicha solución una cantidad igual de benceno y la mezcla se invierte suavemente varias veces, se separan en ella dos capas, una superior de color verde y otra inferior amarilla (fig. 3-1, 14). La capa superior contiene los dos pigmentos verdes disueltos en benceno, o sea, clorofila *a*, $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$, y clorofila *b*, $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$, mientras que la capa alcohólica inferior es una disolución de pigmentos carotinoideos. Cuando se verifica la extracción empleando hojas rojas, la capa alcohólica inferior presenta un color que va del rosado al rojo (fig. 3-1, 15) debido a un pigmento de color rojo que se encuentra en dichas hojas, mientras que si se utilizan hojas amarillas el color amarillento de la capa inferior queda intensificado (fig. 3-1, 16) debido al porcentaje relativamente elevado de pigmentos carotinoideos presentes en tales hojas.

Los extractos alcohólicos de hojas verdes son fluorescentes, es decir, aparecen verdes por transparencia y de color rojo pardusco por reflexión. Una solución alcohólica pura de clorofila *a* es verde azulada por transparencia y rojo sangre por reflexión. Una solución alcohólica de clorofila *b* aparece verde amarillenta por transparencia y rojo pardusca por reflexión. Si el extracto alcohólico de hojas verdes se expone a la luz solar durante una o dos horas, la solución adquiere un color pardo sucio, debido a la destrucción de los pigmentos clorofílicos realizada por la luz solar. Probablemente ocurre también una destrucción semejante en las hojas vivas, pero como que en este caso los pigmentos clorofílicos están ligados a los coloides del plastidio, la destrucción no es tan rápida y además se están formando constantemente nuevos pigmentos clorofílicos. Por consiguiente no existe cambio de color en los tejidos verdes expuestos a la luz mientras permanecen en condiciones de vida favorables.

Una separación más fina de los pigmentos del cloroplasto puede llevarse a cabo mediante la ***cromatografía***, técnica basada en la absorción y solubilidad diferenciales de varias substancias entre las que se incluyen los pigmentos. Un soporte inerte como es el papel de filtro o una columna de alguna substancia fina-

Escaneado con CamScanner

mente pulverizada se utiliza juntamente con una gran variedad de disolventes. El soporte inerte actúa como adsorbente.

Los cloroplastos de todos los vegetales superiores contienen tanto clorofila *a* como clorofila *b*, pero en algunos vegetales inferiores (diatomeas y algunas algas rojas, pardas y verde-azuladas) puede faltar la clorofila *b*, o bien hallarse en muy pequeña cantidad. En algunos de estos vegetales se han aislado otras dos clorofilas adicionales, la clorofila *c* y la clorofila *d*. De la cantidad total de pigmento verde que se encuentra en las hojas, alrededor generalmente de las tres cuartas partes es clorofila *a* y una cuarta parte clorofila *b*. Aparentemente la proporción de clorofila *b* es más elevada en las plantas que crecen en la sombra que en las plantas expuestas a la luz solar directa.

Condiciones necesarias para la formación de la clorofila. Todavía no se ha determinado con exactitud la manera cómo las plantas fabrican los pigmentos clorofílicos, pero sí se sabe bien que para su formación son necesarias ciertas condiciones y determinadas substancias. Deben disponer de luz de intensidad adecuada, siendo la luz de intensidad media la más favorable. Las plantas que crecen en total oscuridad no se vuelven verdes. Ello se observa fácilmente en el caso de las patatas que se desarrollan en sótanos o en el de las hierbas que crecen bajo cubierta. Frecuentemente cuando las plantas que han adquirido ya el color verde se colocan en la oscuridad, pierden dicho color, como ocurre con el blanqueamiento del apio. No obstante, la mayoría de las plantas requieren un prolongado período de oscuridad para quedar completamente blancas.

También es necesaria una temperatura adecuada para la formación de la clorofila, siendo las mejores las temperaturas medias. A temperaturas más bajas que los 2 a 4°C, o superiores a los 38 a 40°C no existe o apenas enverdecimiento. La formación más rápida se realiza alrededor de los 20 a 30°. Debe disponerse además de un suministro adecuado de oxígeno y de sales que contengan hierro, nitrógeno, magnesio y posiblemente otros minerales apropiados. El nitrógeno y el magnesio se encuentran en las moléculas de ambas clorofilas. Aun cuando el hierro no forme parte de las moléculas de dichos pigmentos son necesarias trazas de sales de hierro para su formación. Finalmente, los vegetales no pueden sintetizar pigmentos clorofílicos si carecen de azúcares, como el de caña o glucosa. Si cualquiera de dichas substancias o condiciones es deficiente, las plantas tienden a adquirir un aspecto blanco o amarillento, fenómeno conocido con el nombre de ***clorosis.*** Las plantas cloróticas se desarrollan mal y frecuentemente mueren, a menos de que se corrija el defecto.

Importancia de los pigmentos clorofílicos. Más adelante se examina con detalle la función de los pigmentos clorofílicos, pero puede afirmarse ya desde ahora que son necesarios en el vegetal para la fabricación de los hidratos de carbono como son el azúcar de uva, el azúcar de frutas y el almidón, substancias que constituyen la base de todos los alimentos tanto para los vegetales como para los animales y que entran en la composición de todos los tejidos vegetales.

Escaneado con CamScanner

Por esta razón, los pigmentos clorofílicos se consideran entre las substancias químicas más importantes de la naturaleza.

Los pigmentos clorofílicos se emplean en cierta medida en la preparación de medicamentos; como colorantes de ceras, bujías, resinas, jabones, alimentos y aceites, y como substancias desodorantes. Una libra de hojas frescas proporciona de 0,5 a 1 g de clorofila pura. Aunque esto parezca una pequeña cantidad, se ha calculado que sólo en los Estados Unidos se producen anualmente más de 6 toneladas de clorofila únicamente a partir del maíz y de cosechas de grano pequeño.

Los carotenoides. En los vegetales se encuentran cierto número de pigmentos amarillos, anaranjados y a veces rojos, conocidos colectivamente con el nombre de ***carotenoides.*** Hasta ahora han sido aisladas más de 60 clases distintas de estos pigmentos. Pueden dividirse en dos grupos principales: los ***carotenos*** y las ***xantofilas***, o ***carotenoles.*** Frecuentemente se encuentran en la misma célula ambas clases de pigmentos. Como se ha dicho ya en un párrafo precedente, ambos están presentes en los cloroplastos junto con las clorofilas, dando con frecuencia a las hojas verdes sanas un tinte decididamente amarillento. No obstante, no están restringidos a los cloroplastos, sino que se encuentran también en los ***cromoplastos,*** de color amarillo a anaranjado en ausencia de las clorofilas (fig. 3-1, 8). Se encuentran siempre en plastidios y nunca disueltos en el jugo celular. Los cromoplastos se encuentran en muchas flores, frutos, semillas y raíces, así como también en hojas (figs. 3-1, 2, 5, 12). Aunque los colores de los pigmentos carotinoideos pueden oscilar desde el amarillo al rojo pasando por el naranja, el color más frecuente de todos es el amarillo.

Cuando se extraen las clorofilas de las hojas verdes mediante el alcohol, algunos de los pigmentos carotinoideos son también desplazados al mismo tiempo que aquéllos. Según se afirmó ya anteriormente, pueden separarse de las clorofilas mediante la adición de benceno al extracto, en cuyo caso los pigmentos carotinoideos permanecen en la capa alcohólica (fig. 3-1, 14, 16). Los carotenoides no se descomponen rápidamente por acción de la luz y del calor, por lo que, cuando están asociados a las clorofilas, se hacen visibles después que la vitalidad de la hoja comienza a declinar en el otoño. Los carotenoides se hallan también muy difundidos en los vegetales inferiores y en determinados tejidos animales como la grasa de muchos animales, la yema del huevo y la grasa de la mantequilla.

Los carotenos. Químicamente los carotenos son hidrocarburos (compuestos constituidos únicamente por carbono e hidrógeno), muchos de los cuales tienen por fórmula $C_{40}H_{56}$. Son insolubles en agua o alcohol acuoso pero pueden extraerse fácilmente con petróleo, éter etílico, cloroformo o sulfuro de carbono. La presencia de carotenos en las raíces de la zanahoria es lo que les da el color amarillo brillante y de su presencia en esta planta deriva el nombre dado a esta clase de pigmentos. El más común de todos en las plantas verdes es el

Escaneado con CamScanner

β-caroteno, pero el ***α-caroteno*** y el ***γ-caroteno*** son también frecuentes en las hojas amarillas y verdes, en las zanahorias, calabazas, y en otras partes de los vegetales. Otro caroteno bien conocido es el ***licopeno,*** que se encuentra en los frutos del tomate, del pimiento y en otros miembros de la familia de las solanáceas, en los escaramujos, albaricoques, frutos cítricos, en las flores de la maravilla, flores anaranjadas, y en muchas otras plantas con semillas e incluso en algunas bacterias.

El β-caroteno y unos otros pocos carotenos dan lugar en el cuerpo de los animales a la vitamina A liposoluble. Por este motivo las zanahorias y, en general, las verduras con hojas son importantes fuentes dietéticas de esta vitamina.

Las xantofilas o carotenoles. Las ***xantofilas*** (la palabra xantofila significa amarillo de las hojas) fueron aisladas primeramente a partir de hojas. Muchos de los que trabajan con los pigmentos carotinoideos prefieren llamarlas ***carotenoles.*** Difieren de los carotenos en que todas ellas contienen oxígeno, además de carbono e hidrógeno, y por consiguiente no son hidrocarburos. También difieren por su solubilidad, siendo insolubles en el éter de petróleo y sólo ligeramente solubles en el sulfuro de carbono, pero se disuelven con facilidad en alcohol etílico. Igual que los carotenos son insolubles en el agua y fácilmente solubles en éter etílico. Los diferentes tipos de xantofilas difieren por su constitución química y por sus propiedades, pero muchas de ellas son alcoholes, constituyendo un grupo mucho más amplio que el de los carotenos. La xantofila más abundante en las hojas es el ***luteol*** (luteína), $C_{40}H_{54}(OH)_2$. También se encuentra en muchas flores amarillas, como el girasol y el diente de león, y en la yema de los huevos. El ***zeaxantol*** (zeaxantina), $C_{40}H_{54}(OH)_2$, es el principal pigmento amarillo del maíz. El ***fucoxantol*** (fucoxantina), $C_{40}H_{60}(OH)_6$, es uno de los principales pigmentos de las algas pardas.

Posibles funciones de los pigmentos carotinoideos. Se desconocen las funciones de los pigmentos carotinoideos en los vegetales salvo el que alguno de ellos, como ya se indicó, interviene en la producción de la vitamina A, que puede ser tan importante para los vegetales como para los animales. Se cree que su presencia en las flores puede atraer a los insectos, asegurando la polinización cruzada. Su presencia en los frutos puede hacer que éstos sean más atractivos, facilitando de este modo una distribución más amplia por parte de los animales. La asociación universal de los pigmentos carotinoideos con las clorofilas ha conducido a muchos investigadores a intentar demostrar para estos pigmentos su intervención en la fabricación de hidratos de carbono. Asimismo se han llevado a cabo intentos para asociarlos con el proceso de la respiración en las plantas, pero hasta la fecha no se ha logrado encontrar la prueba de que intervengan en dichas funciones. La relación de los carotenoides con la vitamina A hace a estos pigmentos de considerable importancia tanto para las plantas como para los animales y ha estimulado gran número de investigaciones sobre ellos.

Escaneado con CamScanner

Las antocianinas. La mayor parte de los colores rojo, azul y violeta de los vegetales, desde los musgos hasta las plantas con semillas, son debidos a un grupo de compuestos químicos conocidos con el nombre de antocianinas. Estos pigmentos no están contenidos en plastidios como las clorofilas y carotenoides, sino que se encuentran en disolución en el jugo celular. Por consiguiente, se encuentran generalmente distribuidos de manera uniforme por toda la célula (figura 3-1, 9). En algunos casos se presentan en forma de cristales. Los pelos rojos o púrpura de las hojas de la «planta de terciopelo» *(Gynura aurantiaca)*, las raíces rojas de la remolacha común, la superficie inferior roja de las hojas del «judío errante» *(Tradescantia fluminensis)* y de otras plantas, muchas flores y frutos rojos, azules o violetas, deben sus coloraciones a las antocianinas (fig. 3-1, 4, 6, 10, 11). En las hojas, las antocianinas enmascaran a veces completamente a los pigmentos clorofílicos, como en la col roja o en *Achyranthes* (fig. 3-1, 3).

Extracción y propiedades. Químicamente las antocianinas son glucósidos, es decir, compuestos que al descomponerse en componentes menos complejos dan, entre otras substancias, un azúcar. La parte que de un glucósido no es el azúcar se denomina un ***aglucón.*** Los aglucones de las antocianinas reciben el nombre de ***antocianidinas*** y son substancias orgánicas complejas, todas ellas con un núcleo orgánico semejante. El azúcar más frecuente que entra en su composición es la glucosa, pero pueden hallarse igualmente también otros varios azúcares. Algunas antocianinas contienen una sola molécula de azúcar mientras que otras contienen dos. Existen muchas clases distintas de antocianinas en diferentes especies de plantas. Dos o más clases se encuentran frecuentemente en una misma especie.

Todas las antocianinas son solubles en agua y pueden extraerse asimismo mediante el alcohol. No son solubles, en cambio, en éter, cloroformo o benceno. El color rojo obtenido cuando las remolachas o las hojas de *Achyranthes* se hierven en agua (fig. 3-1, 17) es debido a las antocianinas.

Su color en la planta depende de cierto número de factores entre los cuales debe mencionarse la concentración de la antocianina, la presencia simultánea de diversas antocianinas y de otros pigmentos, el contenido en cenizas del jugo celular, el estado coloidal del contenido celular y la concentración de iones de hidrógeno del jugo celular. De todos estos factores es el último el que ha sido más destacado. Cuando el jugo celular es de reacción ácida, el color es generalmente rojo (fig. 3-1, 3), mientras que cuando dicho jugo es alcalino, el color es generalmente azul (fig. 3-1, 4, 11). Esto puede demostrarse fácilmente en el laboratorio colocando flores azules en una solución ácida débil. Después de transcurrido un tiempo suficiente para permitir la penetración, se vuelven de color rojo. De manera análoga, las flores rosadas o rojas se vuelven azules cuando se las coloca en una solución amoniacal débil. Lo mismo puede demostrarse extrayendo los pigmentos de las flores azules con agua y añadiendo un ácido al extracto. Inmediatamente cambia a un rojo cereza. Añadiendo un álcali al

Escaneado con CamScanner

extracto generalmente no da color azul, sino verde amarillento, debido a la presencia de pigmentos flavónicos amarillos y otras impurezas.

Factores que afectan la formación de antocianinas. En muchas especies vegetales la formación de antocianinas es un carácter hereditario, es decir, dichas plantas adquieren ya el color de las semillas, circunstancia que es aprovechada por los floricultores. Sin embargo, la intensidad del color viene influida frecuentemente por las condiciones ambientales y también por factores internos. Así, por ejemplo, los tipos de lechuga de hojas purpuráceas no pueden desarrollar antocianinas cuando se las priva de radiaciones azul-violadas y ultravioletas, y muchas flores y hojas intensamente coloreadas se vuelven mucho más pálidas en tales condiciones y también bajo una luz pálida. Algunos vegetales no forman antocianinas en la oscuridad, mientras que otras, como la remolacha, sí lo hacen. La temperatura, el suministro interno de alimentos, el suministro de substancias inorgánicas, las enfermedades y lesiones, y aun quizás otros factores, pueden afectar la formación de estos pigmentos. Con frecuencia la antocianina no aparece hasta que está ya avanzada la estación como resultado de los procesos naturales de la maduración, como ocurre en las manzanas y en otras frutas. Se desconoce el mecanismo exacto de la formación de las antocianinas en la planta, pero es probable que los azúcares intervengan en su síntesis, no sólo como el componente azucarado, sino también en la formación de los agluconas.

Posibles funciones de los pigmentos antociánicos. Se ha discutido mucho sobre la acción de estos pigmentos. Cuando se hallan presentes en las flores se

---

FIG. 3-1. La coloración de los vegetales. *(Pintado por Elsie M. McDougle.)*

1. Hoja de cerezo.
2. Hoja de *Coleus* amarillo.
3. Hoja de *Achyranthes*.
4. Flor de *Petunia*.
5. Flor de muerto *(Calendula)*.
6. Flor de *Dianthus* (clavel).
7. Célula aumentada de una hoja de musgo en la que se observan los cloroplastos.
8. Célula aumentada del fruto del rosal en la que se observan los cromoplastos.
9. Pelo foliar de la planta de terciopelo *(Gynura aurantiaca)*.
10. Cereza.
11. Ciruela.
12. Tomate amarillo.
13. Pepino.

14-16. Extractos alcohólicos de hojas a los que se ha añadido benzol, después de agitarlos y de haberlos dejado en reposo.

La capa superior en cada caso es la capa de benceno que contiene los pigmentos verdes, clorofila *a* y clorofila *b*; la capa inferior es la de alcohol, que contiene en cada caso los pigmentos carotinoideos amarillos y, además, en 15, antocianina. Los pigmentos amarillos están enmascarados por la antocianina roja en 15. En 14 se emplearon hojas verdes, en 15 rojas, y amarillas en 16.

17. Extracto acuoso de hojas rojas de *Achyranthes* conteniendo antocianina.

Escaneado con CamScanner

Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tecnia 250 - Magdalena

Escaneado con CamScanner

Escaneado con CamScanner

ha pensado que los colores pueden guiar y atraer a los insectos o pájaros mosca, facilitándose de este modo la polinización cruzada. Algunos creen que las antocianinas en algunas plantas, como en el delicado follaje incipiente de los arces, actúan como pantallas protectoras de la radiación solar intensa y especialmente de las radiaciones ultravioletas, que podrían perjudicar al protoplasma vivo. Otra teoría es la de que las antocianinas absorben algunas de las radiaciones solares transformándolas en calor, que eleva la temperatura interna de las partes en que se hallan presentes los pigmentos, protegiéndolas de este modo contra las bajas temperaturas.

En apoyo de ambas ideas, puede aducirse que las plantas que crecen en altitudes elevadas, donde hace más frío y donde la intensidad de las radiaciones ultravioletas del espectro solar puede ser mayor, desarrollan generalmente mucha mayor cantidad de antocianinas que las plantas que crecen en las partes bajas. Sin embargo, en el estado actual de las investigaciones experimentales, debe admitirse que ninguna de estas teorías se apoya sobre fundamentos sólidos. Lo propio cabe afirmar de los intentos para relacionar las antocianinas con diversos procesos fisiológicos como la respiración y la síntesis de alimentos o para considerarlas como substancias alimenticias de reserva o productos de desecho del metabolismo. La variada distribución de estos pigmentos, su presencia en tantos órganos diferentes de los vegetales, las diferentes condiciones bajo las cuales se forman y otros factores determinados dificultan la asignación a los mismos de funciones específicas.

Las flavonas. Otro grupo de pigmentos muy difundido en los vegetales son las ***flavonas.*** Son éstas de color amarillo y frecuentemente están enmascaradas por otros pigmentos. Los extractos acuosos de las hojas verdes presentan a menudo un tinte amarillento debido a estos pigmentos. Las flavonas, como las antocianinas, son solubles en agua, por lo que también se encuentran en el jugo celular y no en plastidios. Químicamente están emparentadas con las antocianinas. Una de las más comunes es la ***quercetina,*** $C_{15}H_{10}O_7$, que ha sido aislada de algunas plantas como el zumaque, castaño de Indias, té, lúpulo y el roble norteamericano de los tintoreros *(Quercus tinctoria).* Muchos pigmentos flavónicos fueron utilizados antiguamente como tintes mordientes.

Coloración otoñal. La consideración del color en los vegetales no quedaría completa sin alguna referencia a la brillante gama de colores que se manifiesta al llegar el otoño, especialmente en las hojas de los árboles y arbustos. Nuestro conocimiento de las causas a que se debe la coloración otoñal dista mucho de ser completa. Probablemente intervienen dos tipos de factores. Por una parte, están las condiciones fisiológicas internas de la propia hoja, especialmente las que guardan relación con la formación de los pigmentos, y por otra, las condiciones variables del ambiente.

En primer lugar, la coloración otoñal está vinculada a la pérdida de vitalidad de la hoja. Al aproximarse el término de la estación de desarrollo, se

Escaneado con CamScanner

forma una capa especial de células en la base de la hoja, conocida como la capa de abscisión (fig. 4-19). Las células que se encuentran por detrás de esta capa se suberizan volviéndose impermeables al agua, y los propios vasos conductores del agua se obstruyen frecuentemente. El transporte de materiales hacia y desde la hoja se ve, por consiguiente, seriamente restringido. Ello reduce la actividad de la hoja e interfiere con la formación de la clorofila. Puesto que ésta va siendo destruida continuamente por acción de la luz, las hojas pierden pronto su color verde cuando la clorofila que va formándose no es suficiente para reparar las pérdidas motivadas por la destrucción. Debido a ello cualquier otra substancia colorante que pueda hallarse presente puede manifestarse ahora y además esta situación conduce a la formación de otras substancias colorantes, aunque probablemente estas nuevas substancias no se originen de la destrucción de la clorofila como previamente se había creído. Por consiguiente, la causa principal de la coloración otoñal consiste en la destrucción de la clorofila, que permite la manifestación de otros pigmentos que antes estaban enmascarados, y la formación de nuevas materias colorantes que no se hallaban previamente presentes en la hoja.

Como ya se dijo, los pigmentos carotinoideos amarillos están constantemente asociados a la clorofila. Debido a la mayor estabilidad de estos pigmentos en presencia de la luz, persisten en las hojas después de que la clorofila ha sido destruida. Por tanto, en ausencia de otras substancias colorantes, las hojas adquieren en otoño color amarillo, y en algunos árboles, como el fresno, el nogal, el sicomoro, el álamo y algunos abedules, este color es el que predomina cuando no es el único. En otros, el color amarillo, aunque siempre esté presente, queda enmascarado por compuestos colorantes secundarios que aparece en este momento. El amarillo debe considerarse como el más difundido, aunque no sea el más vistoso de los colores otoñales.

Los colores rojizos que aparecen en la vegetación otoñal son debidos a pigmentos que frecuentemente no se hallaban presentes con anterioridad en la hoja, sino que se forman una vez que ha comenzado a declinar la vitalidad de la misma. La manera exacta como se originan se desconoce todavía. Que su formación está influida por la luz puede demostrarse fácilmente por el hecho de que las hojas de determinados árboles como los arces y robles, si se mantienen cubiertas o muy a la sombra, no se vuelven rojas, sino únicamente amarillentas. La desaparición de la clorofila determina la admisión de más luz por parte de la hoja, lo cual puede influir en la formación de pigmentos rojos. Es quizá debido en parte a esta razón que los colores más brillantes se encuentran con frecuencia en la vegetación cuando la estación otoñal es brillante y soleada más bien que oscura y nubosa.

Se comprueba a menudo que las hojas que muestran el color rojo con mayor intensidad, como los arces, son ricas en azúcar. La presencia del azúcar en la hoja es probablemente esencial para la formación de antocianina. Además,

Escaneado con CamScanner

la coloración es generalmente más rica en aquellas estaciones en que existe un cambio brusco desde las elevadas temperaturas estivales a otras otoñales muy bajas. Bajo tales condiciones, la salida de los azúcares y de otras substancias desde la hoja puede quedar retardada, originándose de este modo las condiciones que conducen a la formación de pigmentos.

FIG. 3-2. Hoja de arce en otoño, en la que la vena central ha sufrido lesiones por parte de los insectos o por ataque de hongos. La porción oscura situada por encima de la lesión era rojo brillante, mientras que el resto de la hoja era amarillo.

Nuevos indicios de la posible intervención de los azúcares y de otras substancias de la hoja en la formación de antocianina los proporciona la observación de las hojas en las que una o más venas han sido cortadas o lesionadas (fig. 3-2). En estos casos se comprueba con frecuencia que la parte de la hoja previamente abastecida por las venas seccionadas adquiere un color rojo brillante, mientras que el resto de la hoja puede volverse amarilla en otoño. El corte o lesión tiene lugar probablemente mientras existe todavía en la hoja una cantidad considerable de azúcar, y puesto que el azúcar no puede emigrar de la parte lesionada, queda disponible para la formación de antocianina. La parte situada por encima de la sección en dichas hojas permanece generalmente de color verde durante más tiempo que las otras partes de la hoja pero finalmente se vuelve roja en las hojas que fabrican antocianina.

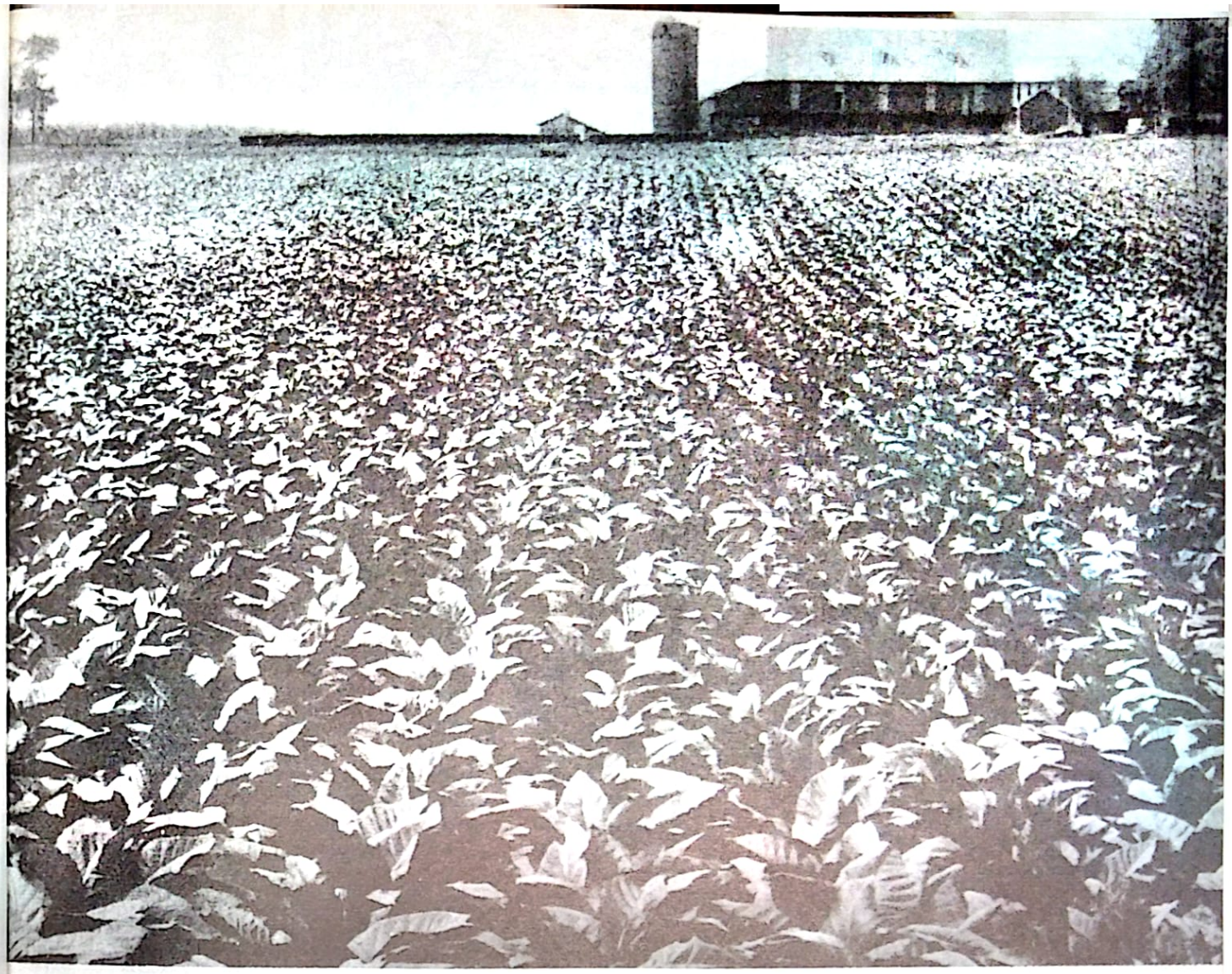
Las heladas pueden jugar también su papel en la coloración otoñal, pero no son esenciales para la aparición de la misma como queda demostrado por el hecho de que las hojas se vuelven frecuentemente rojas o amarillas antes de que tenga lugar la primera helada.

Hasta ahora nos hemos referido únicamente a los tres colores predominantes en la coloración otoñal. Los diversos matices, que van desde el rojo brillante al anaranjado y al amarillo de oro, son debidos generalmente a la combinación de los tres colores indicados. Estos brillantes colores permanecen generalmente sólo durante un período de tiempo relativamente corto. Al ir avanzando la

Escaneado con CamScanner

estación y a medida que las noches son más frías, los colores generalmente empalidecen a consecuencia de la desorganización interna de los pigmentos y de otros componentes de la hoja hasta que, finalmente, ésta muere. Los productos de descomposición se acumulan, y la hoja adquiere un color pardo y cae al suelo.

Escaneado con CamScanner



Plantación de tabaco, Condado de Lancaster, Pensilvania. *(Fotografía cortesía de Geo. F. Johnson, Extension Division, College of Agriculture, The Pennsylvania State University, University Park, Pa.)*

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tacna 258 - Magdalena

4. Las hojas

ORIGEN Y FORMA EXTERNA

Las hojas son sin duda las partes más visibles de las plantas, y debido a la clorofila que contienen determinan el color verde que presentan de ordinario los bosques y los campos. Nacen siempre de los tallos. La parte del tallo a la que está unida una hoja se denomina ***nudo.*** El ángulo superior que la hoja forma con el tallo en el punto de su implantación recibe el nombre de ***axila*** de la hoja (fig. 4-1). Invariablemente, se encuentra una yema en cada axila, si

Escaneado con CamScanner

bien puede estar tan poco desarrollada que resulte invisible a simple vista o bien puede encontrarse recubierta por la base envainadora de la hoja.

Las hojas se caracterizan generalmente por su forma delicada y ensanchada. A pesar de que generalmente son muy delgadas, las hojas son capaces de conservar su forma gracias a un armazón interno, o esqueleto, formado por ***venas*** más o menos rígidas. En cuanto al tamaño, las hojas varían desde estructuras muy reducidas, casi microscópicas, hasta formas de 3 a 6 y más metros. Como se verá más adelante, las hojas son los órganos en los que se realiza principalmente la síntesis de los alimentos hidrocarbonados y por consiguiente son de gran importancia para la vida de la planta.

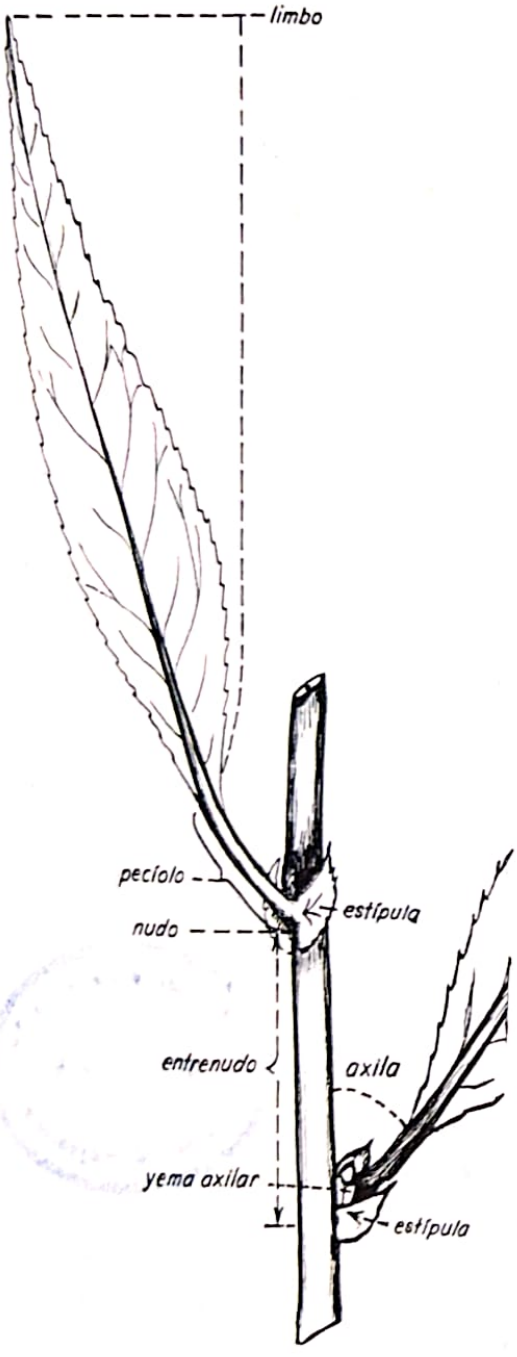


FIG. 4-1. Trozo de rama de sauce en la que se observan las diferentes partes de la hoja y la relación de ésta con el tallo. *(Dibujado por Florence Brown.)*

Origen y desarrollo de las hojas. Las hojas se originan generalmente a partir de yemas que contienen los vértices vegetativos todavía sin desarrollar de los tallos. En las plantas perennes estos vértices vegetativos están protegidos frecuentemente por una serie de hojitas en forma de escamas que hacen más o menos visible a la yema. El propio vértice vegetativo está formado por células esencialmente semejantes. Estas células se caracterizan por ser isodiamétricas, de membranas muy delgadas y por su protoplasma más bien denso con grandes núcleos. Durante el período vegetativo prácticamente todas ellas se encuentran en estado de división activa, formando nuevas células y determinando con ello la expansión y avance del ápice vegetativo. Las células que presentan estas características reciben el nombre de ***células meristemáticas.*** A intervalos regulares alrededor del ápice en crecimiento, determinadas células de las capas más externas sufren una serie de divisiones y forman pequeñas ex-

Escaneado con CamScanner

crecencias denominadas ***primordios foliares*** (fig. 4-2) y mediante el crecimiento continuado de estos primordios se originan las hojas. Al comienzo, el crecimiento se localiza principalmente en la punta o ápice del primordio (crecimiento apical), pero más tarde, especialmente en las hojas con venación pinnada, las partes laterales del primordio comienzan a ensancharse rápidamente debido al crecimiento intercalar (es decir, crecimiento no limitado al ápice) para dar lugar a la parte ensanchada de la hoja. Más pronto o más tarde, cesa el crecimiento en el ápice, y la ulterior expansión de la hoja se realiza únicamente en la base. Este crecimiento tiene lugar mientras la hoja forma parte todavía de la yema y antes de que haya

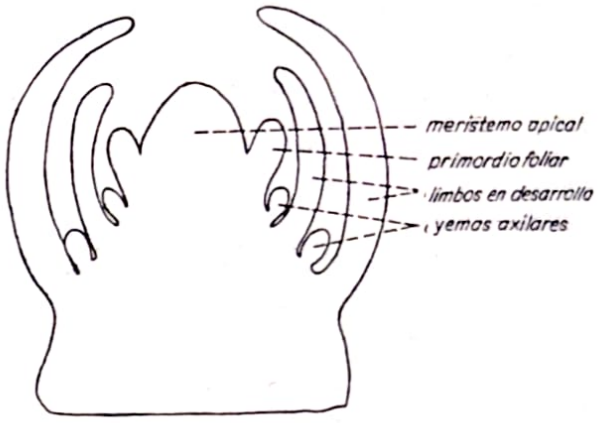


FIG. 4-2. Diagrama representando la formación de las hojas en el ápice del tallo.

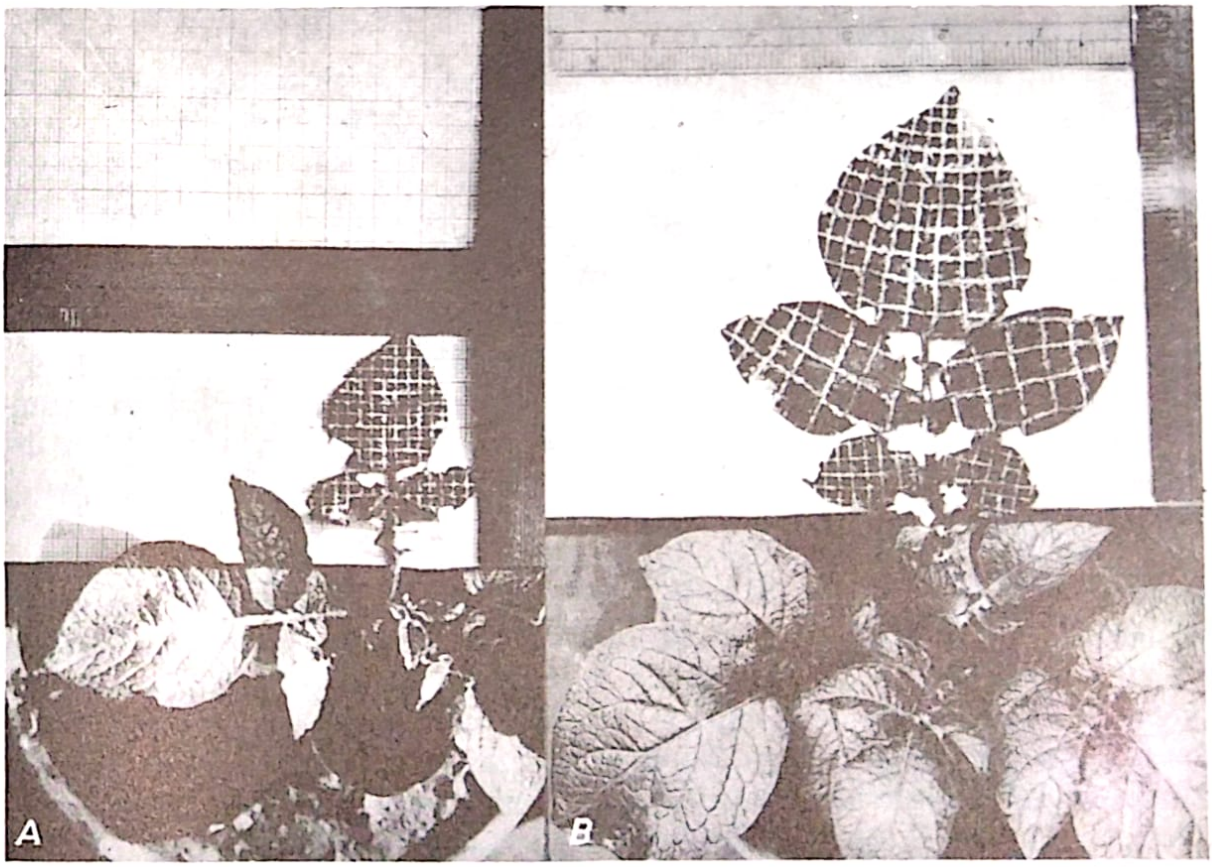


FIG 4-3. Región de crecimiento en la hoja de una planta dicotiledónea (patata). *A*, hoja joven en la que se han trazado cuadrados de 3,18 mm de lado; *B*, la misma hoja 10 días más tarde. *(Fotografías cortesía de E. L. Nixon.)*

Escaneado con CamScanner

alcanzado la longitud de unos pocos milímetros. Cuando la hoja es lo suficientemente grande para ser manipulada, la región donde se realiza el crecimiento puede observarse fácilmente trazando sobre la hoja pequeños cuadrados con tinta china y viendo luego cómo dichos cuadrados se hacen mayores al crecer la hoja (fig. 4-3). El desarrollo de la hoja se realiza en un intervalo de tiempo relativamente corto. Cuando la hoja ha alcanzado el tamaño definitivo, todo el crecimiento se para. En ello la hoja se diferencia de las raíces y de los tallos, que siguen creciendo durante toda la vida de la planta.

En muchas plantas perennes se diferencian las nuevas hojas en las yemas durante el verano y entran luego en una fase de reposo de la que saldrán al llegar la primavera siguiente. En muchas monocotiledóneas el crecimiento basal de la hoja continúa durante algún tiempo, de lo que resulta una forma alargada como la que es frecuente en las gramíneas. En los helechos el crecimiento apical continúa después de la detención del crecimiento basal. Estas hojas permanecen enrolladas en sus extremos hasta la madurez (fig. 4-7, *D*).

Partes de la hoja. Una hoja consta de una porción ensanchada denominada ***lámina*** o ***limbo,*** un ***pedúnculo foliar*** o ***pecíolo,*** mediante el cual la hoja se inserta en el tallo, y dos pequeños apéndices en la base del pecíolo, denominados ***estípulas*** (fig. 4-1).

El limbo foliar o lámina. El limbo de la hoja es la parte más visible y, en general, la parte más importante de la misma. Es generalmente delgado, y su estructura es la más adecuada para que queden expuestas a la luz el mayor número posible de sus células que contienen clorofila. La forma y contorno del limbo, si bien constantes en cada especie vegetal en particular, presentan amplias variaciones. Las diferentes formas se describen usualmente con los términos de lineal, lanceolada, elíptica, ovalada, circular, acorazonada y arriñonada (fig. 4-4, I). El borde del limbo puede variar desde un trayecto entero o liso, a través de una serie de grados intermedios, hasta formas profundamente hendidas, cuyos entrantes se extienden hasta casi la mitad de la hoja. Los diversos tipos de bordes son designados con los términos de entero, ondulado, dentado, aserrado y lobulado (fig. 4-4, II).

El pecíolo. El pecíolo es generalmente una especie de tallito que relaciona al limbo con el tallo (fig. 4-1). Debido en gran parte al crecimiento en longitud del pecíolo y a su inflexión o retorcimiento, el limbo foliar queda colocado en una posición favorable con respecto a la luz, generalmente perpendicular a la dirección de incidencia de la misma, sea cual fuere la posición del tallo en el que se inserta la hoja. Ello puede observarse fácilmente en las plantas trepadoras que crecen sobre las paredes de los edificios. Todas las hojas de estas plantas están colocadas generalmente en un plano aproximadamente paralelo al de la pared del edificio, cubriendo de ordinario todo el espacio disponible sin hacerse sombra las unas a las otras. Ello se logra principalmente gracias a las amplias diferencias en las longitudes y posiciones de los pecíolos de las

Escaneado con CamScanner

diferentes hojas. Por idéntico motivo, todas las hojas de un árbol quedan dirigidas hacia fuera, presentando un aspecto completamente diferente cuando se observan desde debajo del árbol o desde cierta distancia del mismo.

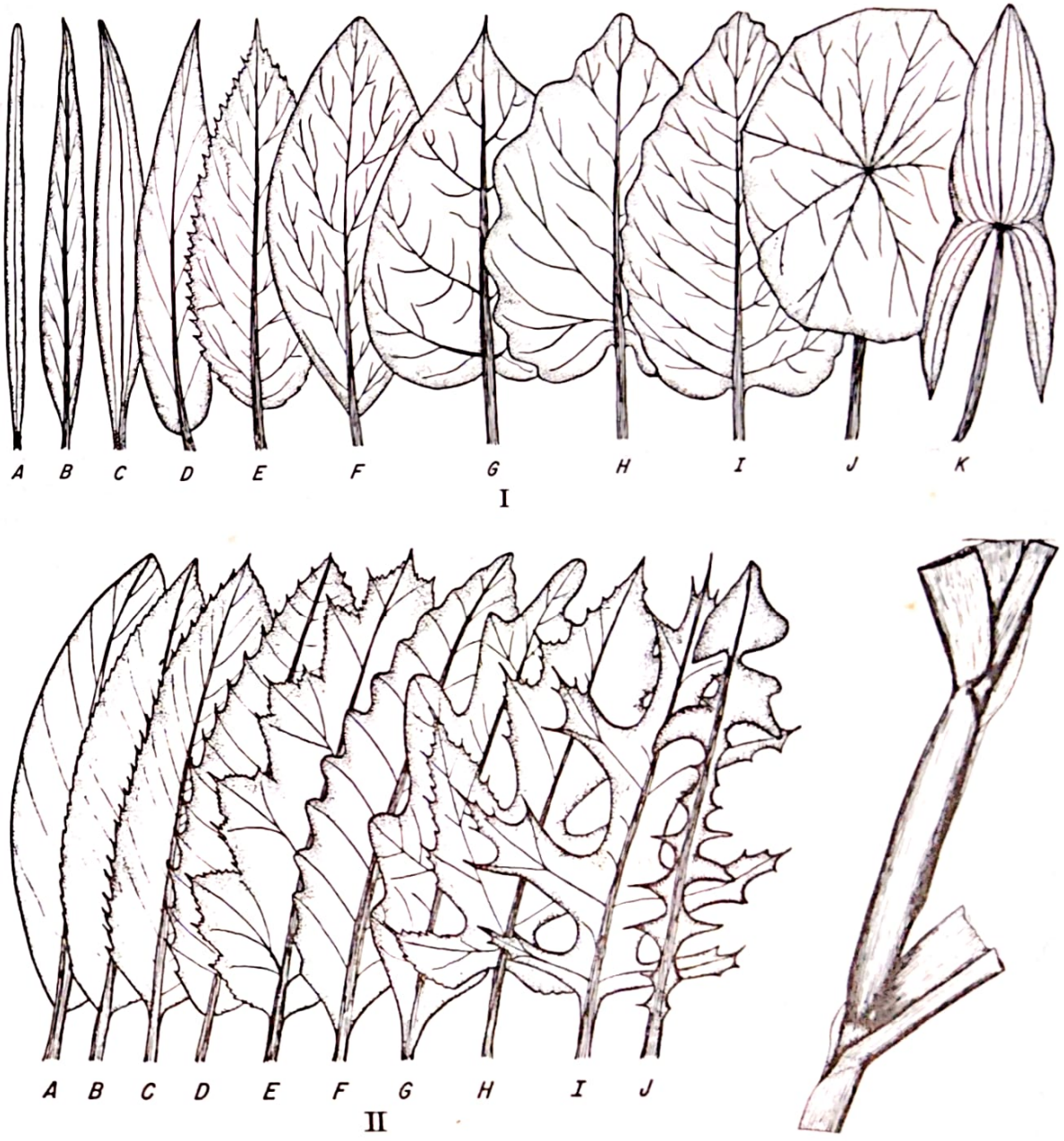


FIG. 4-4. I, diferentes formas de hojas. *A*, lineal; *B-D*, lanceolada; *E*, ovalada alargada; *F*, elíptica; *G-H*, acorazonadas; *I*, ovalada; *J*, peltada; *K*, asaetada. II, tipos de bordes foliares. *A*, entero; *B*, finamente aserrado; *C*, agudamente aserrado; *D*, fuertemente aserrado; *E*, dentado; *F*, toscamente dentado; *G-I*, profundamente lobulado; *J*, pinnatífido. III, trozo de tallo de maíz en el que se observan las vainas foliares que se extienden desde un nudo al inmediato inferior. *(I y II dibujados por Edna S. Fox; III dibujado por Elsie M. McDougle.)*

Escaneado con CamScanner

La forma y aspecto del pecíolo varían según las diferentes especies de plantas. Los pecíolos faltan en algunas hojas que reciben por este motivo el nombre de ***sésiles*** o ***sentadas*** (fig. 4-8, *A*). En muchas monocotiledóneas, y especialmente en las gramíneas, la base de la hoja forma una vaina alrededor del tallo, que se extiende generalmente desde un nudo hasta el inmediato inferior (figura 4-4, III).

Estípulas. En la base del pecíolo se encuentran generalmente dos estípulas (figs. 4-1; 4-6, *B*) pero en algunos casos, como en las hojas del arce, faltan por completo. En algunas hojas las estípulas caen poco después de haber completado la hoja su desarrollo. Las estípulas pueden variar ampliamente en cuanto al aspecto y a la forma. Ordinariamente son unos órganos foliformes diminutos, pero en ocasiones, como ocurre en las hojas del guisante, alcanzan gran tamaño e intervienen activamente en la fotosíntesis. En la locusta negra y en algunas otras pocas plantas, las estípulas se transforman en espinas y en algunas especies de *Smilax* en zarcillos.

Venación. El limbo de la hoja está fortalecido por la presencia de venas. Estas venas están constituidas principalmente por tejido vascular o conductor, en continuidad con las del pecíolo y del tallo. Por consiguiente las venas sirven para la distribución del agua y de las sales inorgánicas en ella disueltas por las diferentes partes de la hoja y para la salida de la misma de las substancias alimenticias por ella elaboradas.

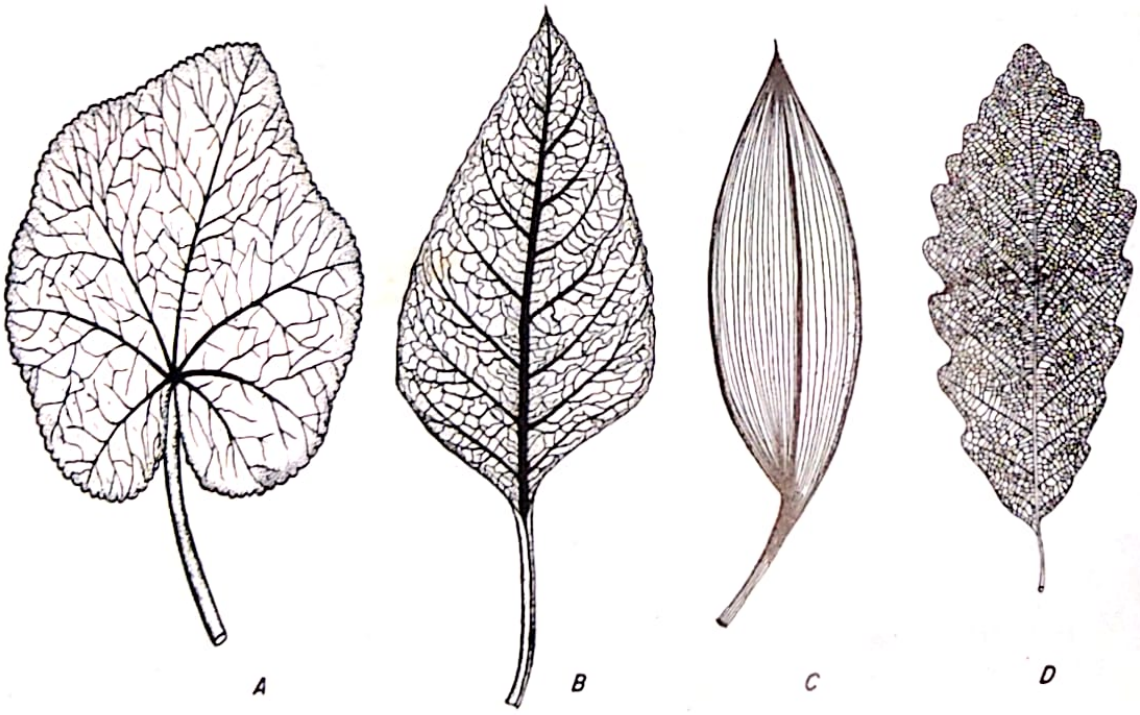


FIG. 4-5. Tipos de venación. *A*, *B*, venación reticulada; *C*, venación paralela; *A*, corresponde al tipo palmeado de venación reticulada, y *B*, al pinado; *D*, esqueleto de hoja en el que se aprecian las conexiones entre las venas que constituyen la red. *(Dibujos de Edna S. Fox.)*

Escaneado con CamScanner

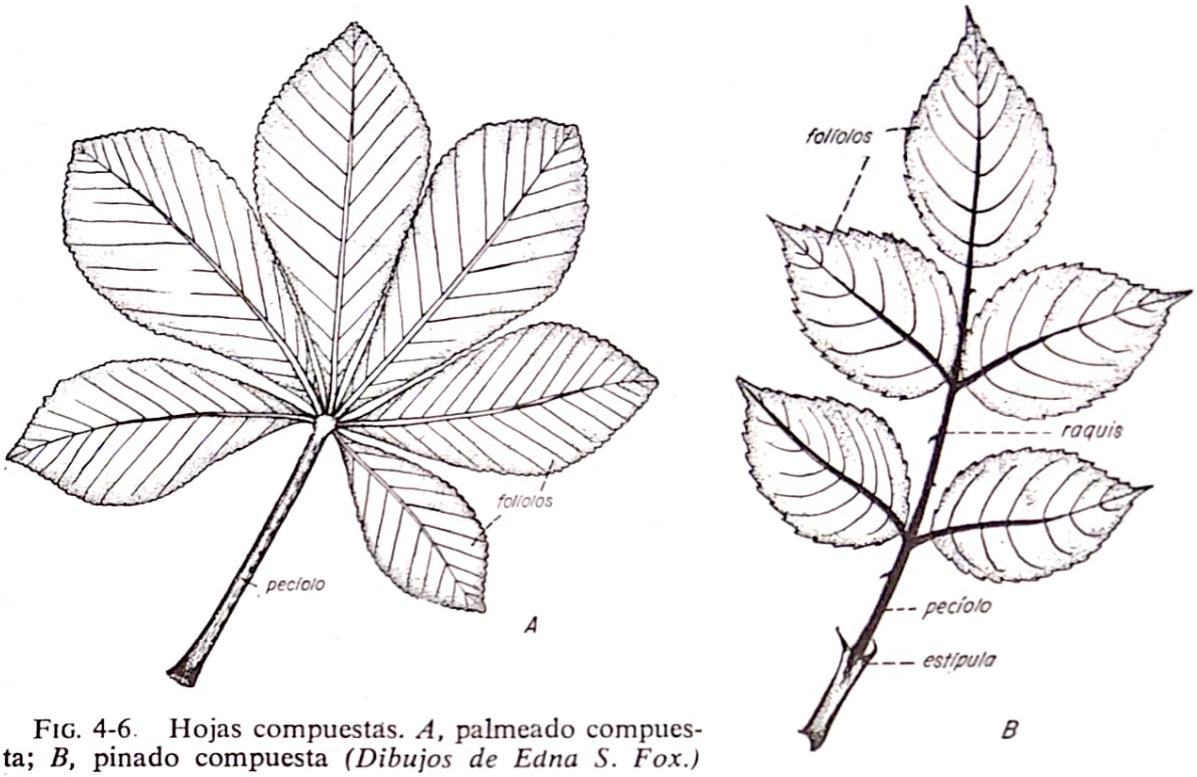


FIG. 4-6. Hojas compuestas. *A*, palmeado compuesta; *B*, pinado compuesta *(Dibujos de Edna S. Fox.)*

Existen dos tipos principales de venación, la ***paralela*** y la ***reticulada*** (fig. 4-5). En las hojas paralelinervias, por lo menos las venas principales corren paralelas entre sí desde la base hasta la punta de la hoja, o bien pueden correr paralelas formando ángulo recto respecto a una vena principal, como ocurre en el banano. Este tipo de venación es característico de las plantas monocotiledóneas y buen ejemplo de la misma lo constituyen las gramíneas. En muchas de las hojas de este tipo existen pequeñas venas, invisibles a simple vista, que conectan entre sí a las venas principales.

En las hojas reticuladas las venas van ramificándose hasta formar una completa red por toda la hoja (fig. 4-5, *D*). Los puntos terminales de estas ramas terminan generalmente en el tejido de la hoja. Este tipo de venación puede apreciarse sosteniendo contra la luz una hoja como la del arce, la de catalpa, o la del roble. La venación reticulada es característica de las plantas dicotiledóneas. En algunas hojas reticuladas, como las del olmo o del roble, existe una vena central principal, denominada ***vena media***, de la cual parten ramificándose las demás. Origínase de este modo una disposición parecida a la de una pluma, circunstancia por la cual este tipo ha sido denominado ***venación pinada*** (fig. 4-5, *B*). En otras, existen diversas venas grandes de igual tamaño, todas las cuales parten de un mismo punto común situado en el extremo del pecíolo, extendiéndose a modo de abanico por el limbo. Este tipo de venación reticulada se denomina ***venación palmeada*** y se observa en las hojas de la malva, del geranio, del arce, y en muchas otras plantas (fig. 4-5, *A*).

Escaneado con CamScanner

Hojas sencillas y hojas compuestas. Los limbos de algunas hojas tienen el borde profundamente hendido. En otras está completamente dividido en partes individuales denominadas ***folíolos*** (fig. 4-6). En ambos casos, independientemente del grado de disección del limbo foliar, puede encontrarse una yema en la axila de la hoja. Mientras la hoja constituya una sola pieza, aunque esté profundamente lobulada, recibe el nombre de ***simple*** (fig. 4-4, *H*, *G-J*). Cuando la hoja está completamente dividida en folíolos, la hoja se denomina ***compuesta.*** Existen dos tipos de hojas compuestas: ***palmeado compuestas,*** en las que los folíolos están todos ellos sujetos por un mismo punto situado en el extremo del pecíolo (fig. 4-6, *A*) como el trébol y el castaño de Indias, y ***pinado compuestas*** (fig. 4-6, *B*), en las que existe un eje central denominado ***raquis,*** al que van unidos todos los folíolos. Este tipo se presenta en el rosal y en el fresno. La relación de estos tipos de hojas con las venaciones palmeada y pinada es evidente. El raquis de la hoja pinado compuesta es homólogo de la costilla central de una hoja de venación pinada. Los folíolos de una hoja compuesta pueden ser asentados o peciolados y pueden presentar cualquiera de los tipos de bordes característicos de las hojas sencillas. A su vez, los folíolos pueden ser también compuestos como en la locusta de miel o en la hierba de San Cristóbal. En este caso, se dice que la hoja es dos veces compuesta o bipinado compuesta. En algunos pocos casos las hojas pueden ser tres veces compuestas, como ocurre en algunas acacias.

Vernación. La manera como las hojas están plegadas o enrolladas en la yema recibe el nombre de ***vernación.*** Existen varios tipos diferentes de vernación, cada uno de ellos propio de una clase particular de plantas (fig. 4-7). Son las siguientes: *a*) *reclinada* o *inflexa*, cuando la parte superior de la hoja está doblada hacia abajo sobre la parte inferior, como en el tulípero; *b*) *conduplicada*, cuando la hoja está plegada longitudinalmente a lo largo de la vena central, manteniéndose las dos mitades de la hoja frente a frente, generalmente con las superficies inferiores dirigidas hacia fuera, como ocurre en las hojas del cerezo, del roble y de los miembros de la familia de la magnolia; *c*) *plegada*, cuando el limbo está doblado hacia delante y hacia atrás a lo largo de las venas principales a manera de abanico cerrado, como ocurre en las hojas de venación palmeada como son las del geranio, de la malva y del arce; *d*) *circinada*, cuando la hoja está enrollada sobre sí misma desde el ápice hacia la base, como en los helechos y en el rosoli ***(Drosera);*** *e*) *convoluta*, cuando la hoja está enrollada longitudinalmente desde un borde al otro; a manera de rollo de papel, como en muchos miembros de la familia rosáceas y en el lirio de los valles; *f*) *involuta*, cuando ambos bordes de la hoja están enrollados longitudinalmente sobre la superficie superior hacia la vena media, como en la violeta y en los nenúfares, y *g*) *revoluta*, cuando ambos bordes de la hoja están enrollados longitudinalmente sobre la superficie inferior hacia la vena media, como ocurre en la azalea y en la lengua de vaca.

Escaneado con CamScanner

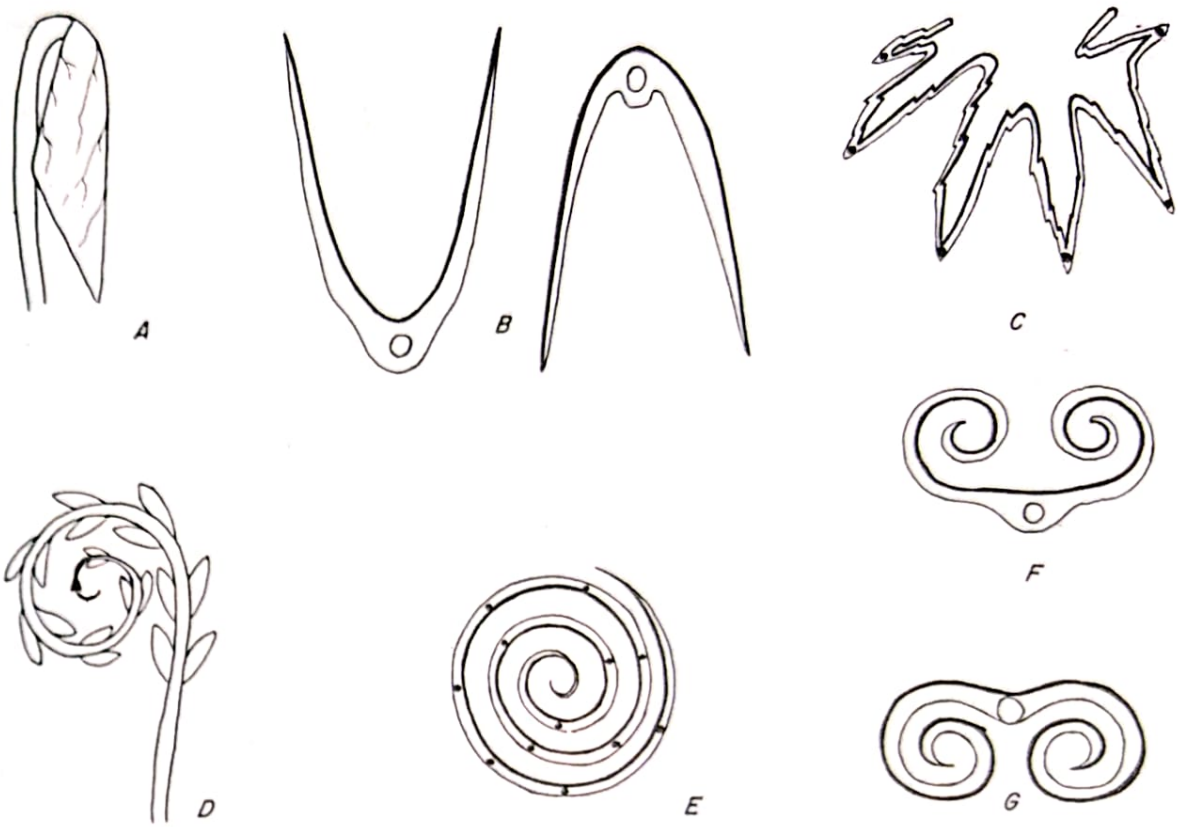


FIG. 4-7. Diagramas representativos de los diferentes tipos de vernación. *A*, reclinada o inflexa; *B*, conduplicada; *C*, plegada; *D*, circinada; *E*, convoluta; *F*, involuta; *G*, revoluta. *(Dibujado por Florence Brown.)*

Disposición de las hojas. — Filotaxia. La posición definitiva que ocupan las hojas en el tallo viene determinada: 1) por ciertas características inherentes de la planta, y 2) por condiciones ambientales. Es interesante que las hojas no estén distribuidas de cualquier manera sobre el tallo, sino que, por el contrario, se sitúen con precisión matemática a intervalos definidos y regulares. La disposición de las hojas sobre el tallo se denomina «filotaxia», palabra que significa ordenación de las hojas.

Las hojas pueden ser *opuestas* (fig. 4-8, *B*), en cuyo caso en cada nudo se encuentran dos hojas, como en el arce y en las mentas; *verticilada* (fig. 4-8, *A*), cuando se encuentran mas de dos hojas en cada nudo, como en el género *Gallium*, en las lisimaquia y en algunos lirios: o *esparcida* (fig. 4-8, *C* y *D*), en cuyo caso se encuentra una sola hoja en cada nudo. Cuando en cada nudo se encuentran dos hojas, cada uno de los pares sucesivos forma ángulo recto con los pares inmediatos, superior e inferior siempre que el tallo guarde posición vertical, formándose de esta manera cuatro hileras o filas alrededor del tallo cuando éste se observa desde arriba. Este tipo de disposición se denomina también *decusada* (fig. 4-8, *B*). Si el tallo es horizontal, los pecíolos de los nudos alternos están

Escaneado con CamScanner

generalmente torcidos de manera que los limbos foliares queden formando dos hileras o filas longitudinales.

En el caso más sencillo de filotaxia espiral, cada tercera hoja queda directamente encima de la primera del ciclo (fig. 4-8, *C*), formándose de esta manera dos hileras verticales alrededor del tallo, como en el olmo, en el maíz y en muchas otras gramíneas. (Este tipo se denomina correctamente disposición *alterna*, pero el calificativo de alterna es aplicado generalmente por los botánicos a toda disposición espiralada, es decir, a cualquier tipo en el que se encuentra una hoja en cada nudo.)

En el tipo siguiente, cada cuarta hoja se sitúa por encima de la primera, formándose tres hileras verticales, como en el haya, en el eléboro blanco y en las juncias. La disposición esparcida más frecuente es quizás el tipo siguiente, en la cual cada sexta hoja queda directamente por encima de la primera, formándose cinco hileras o filas verticales. Esta disposición se encuentra en los robles, cerezos, manzanos y álamos. En los demás tipos, la novena, décimocuarta, vigésimosegunda, trigésimoquinta o quincuagésimosexta hoja, respectivamente, se hallan situadas encima de la primera.

Es costumbre designar la filotaxia espiral mediante fracciones que representan la porción de la circunferencia del tallo comprendida entre cada dos hojas sucesivas de la espiral. Estas fracciones pueden determinarse atando un cordel en la base del pecíolo de cualquier hoja y haciéndole proseguir por el camino más corto, hasta la base del pecíolo de la hoja siguiente y así sucesivamente hasta llegar a una hoja que esté situada directamente por encima de la que se partió. El numerador de la fracción será el número de vueltas completas dadas por el cordel alrededor del tallo, y el denominador de la misma el número de hojas por las que ha pasado, sin contar la primera. En una rama de manzano,

FIG. 4-8. Tipos de filotaxia. *A*, verticilada; *B*, opuesta; *C*, esparcida, mostrando la disposición correspondiente a la fracción un medio; *D*, esparcida con disposición dos quintos. *(Dibujos de Elsie M. McDougle.)*

Escaneado con CamScanner

por ejemplo (fig. 4-8, *D*), en la cual es la sexta hoja la situada directamente por encima de la primera, el cordel pasaría dos veces alrededor del tallo y entraría en contacto con cinco hojas sin contar la primera, por lo que la fracción correspondiente sería 2/5. Las fracciones efectivamente reconocidas por este procedimiento han sido 1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, 8/21, 13/34 y 21/55, constituyendo la denominada serie de Fibonacci. Las tres primeras corresponden a los tres tipos mencionados en primer lugar en el párrafo precedente. Las fracciones más altas se encuentran generalmente en plantas con tallos muy cortos como las plantas en roseta comunes y en los conos de los pinos.

FIG. 4-9. Mosaico de hojas de arce mostrando variaciones en la longitud de los pecíolos que determinan la ordenación de los limbos aproximadamente en un mismo plano orientado normalmente a la dirección de incidencia de la luz. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

La disposición de las hojas en el tallo corresponde generalmente a una u otra de dichas fracciones. Raras veces se encuentran valores intermedios o variaciones de las mismas, excepto en algunos tallos que están a veces lo suficientemente retorcidos para enmascarar el tipo efectivo de filotaxia. Incluso en este caso, el cambio consistirá generalmente en el paso de una a otra de las fracciones indicadas. Es interesante advertir, al examinar estas fracciones, que en todos los casos, después de las dos primeras, los numeradores y denominadores son cada uno la suma de los dos precedentes y que los numeradores son iguales al denominador de la segunda fracción precedente. Los denominadores representan también el número de filas o columnas que se verían si se observase al tallo verticalmente hacia abajo.

La filotaxia se ocupa únicamente de la disposición de las hojas en cuanto está determinada por sus puntos de origen en el tallo. La disposición efectiva de las hojas viene influida en gran manera por la posición con relación a la luz de la hoja, del tallo o de toda la planta. Las hojas se encuentran generalmente en posiciones que les permiten recibir la máxima cantidad de luz incidente. Por ello, en los tallos verticales y especialmente en las plantas en roseta, los pecíolos de las hojas aumentan generalmente en longitud desde el extremo a la base del tallo.

La iluminación unilateral puede ser causa de que quede enmascarada la verdadera disposición de las hojas, como ocurre con una parra que crezca sobre una pared de ladrillos. En este caso, todas las hojas están dirigidas directamente hacia fuera, formando un ***mosaico*** (fig. 4-9). En la planta brújula *(Sil-*

Escaneado con CamScanner

FIG. 4-10. Hojas flotantes de *Victoria regia. (Fotografía, por Paul Shope, tomada en el Tower Grove Park, St. Louis, Mo.)*

phium laciniatum) y en la lechuga silvestre *(Lactuca scariola)* todas las hojas están encaradas hacia el este o el oeste independientemente de su filotaxia. El apelotonamiento de las plantas en densas colonias afecta también en gran manera a la disposición de sus hojas. En ocasiones las hojas de dichas plantas son largas y estrechas y se colocan paralelamente a los rayos del sol. Tal es el caso de muchas cañas y juncias y de las colonias de *Phleum*. Con estas disposiciones queda reducida al mínimo la formación de sombra.

Otras disposiciones pueden ser debidas a las relaciones de la planta con el agua. En la *Victoria regia* las hojas flotan sobre la superficie del agua, aparentemente sin ninguna disposición definida, permaneciendo sumergida el resto de la planta, con las raíces en el suelo, debajo del agua (fig. 4-10).

ANATOMÍA DE LA HOJA

La disposición interna de los tejidos de la hoja puede observarse fácilmente mediante el examen microscópico de cortes muy delgados o secciones transversales normales a la superficie del limbo. Las secciones realizadas de esta manera muestran la existencia de varias regiones bien definidas en el limbo (fig. 4-11).

Escaneado con CamScanner

La capa más externa de células, que se extiende por toda la superficie de la hoja, recibe el nombre de ***epidermis.*** El interior de la hoja comprendido entre la epidermis superior e inferior, se denomina ***mesofilo,*** palabra que significa «parte media de la hoja». El mesofilo se halla a su vez diferenciado en una región superior, el ***mesofilo en empalizada,*** y otra inferior, el ***mesofilo esponjoso.*** Las ***venas*** o ***tejidos vasculares*** se extienden a través de este último.

La epidermis. La epidermis está formada generalmente por una simple capa de células que presenta una forma más o menos rectangular cuando se observa en sección transversal (fig. 4-11). Observada superficialmente, presenta de ordinario una forma muy irregular. Las membranas superiores o externas de las células epidérmicas de la superficie superior de la hoja presentan un espesamiento debido a una capa especial incolora denominada ***cutícula*** (fig. 4-11). Esta cutícula está constituida por una substancia cérea impermeable, denominada cutina, que impide la desecación de los tejidos subyacentes y los protege hasta cierto punto de las acciones mecánicas y de otras lesiones. Las células adultas de la epidermis son generalmente incoloras y contienen una cantidad relativamente pequeña de citoplasma adosado a las membranas celulares y una gran vacuola central llena de jugo celular. En algunas plantas con semillas, el jugo celular de la

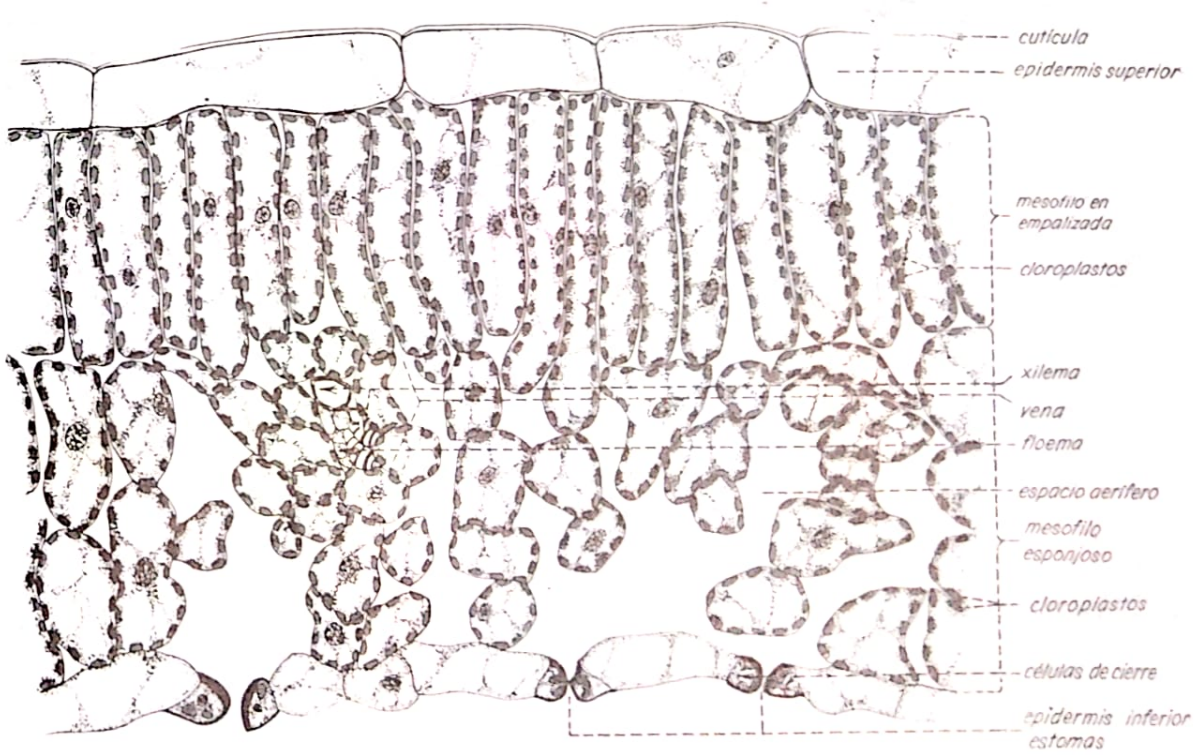


FIG. 4-11. Sección transversal de una hoja de *Lonicera tatarica,* mostrando la estructura interna. *(Dibujado por Helen D. Hill a partir de una diapositiva proporcionada por J. W. Sinden.)*

Escaneado con CamScanner

epidermis puede estar coloreado con antocianina, pero nunca se encuentra clorofila, salvo en un reducido número de plantas sumergidas.

Según la especie a que pertenece y las condiciones ambientales bajo las que se desarrolla una planta, pueden existir una o varias capas de células epidérmicas. La epidermis presentará con mayor probabilidad varias capas de células en aquellas plantas que viven muy expuestas a la luz solar intensa o en lugares muy secos. Las células epidérmicas de las plantas sumergidas y de las que crecen en lugares muy húmedos, son generalmente mayores que las de aquéllas que se encuentran en habitats secos. La epidermis de la superficie inferior de la hoja está formada generalmente por una sola capa de células, de estructura semejante a las de la superficie superior, pero menos regulares, y con membranas celulares externas más delgadas, recubiertas con menor cantidad de cutina.

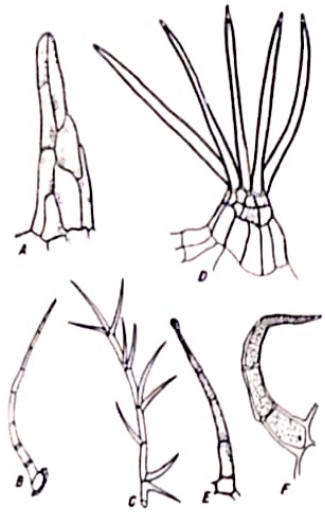


FIG. 4-12. Diferentes clases de pelos epidérmicos. *A, Begonia; B, Coleus; C, Verbascum; D, Malva; E, Petunia; F, Pleroma. (A, B, D y F, dibujados por L. J. McConnel y Christian Hildebrandt.)*

Pelos epidérmicos. Según se afirmó anteriormente, la superficie exterior de la epidermis está constituida por la cutícula. Además de esta cutícula pueden existir otros recubrimientos céreos o resinosos, formando en ocasiones una pruína sobre la superficie foliar. En muchas plantas la epidermis está cubierta por diferentes tipos de pelos (fig. 4-12). Estos pelos pueden estar limitados a la superficie inferior o superior de la hoja o pueden encontrarse en ambas caras a la vez. Pueden ser simples excrecencias epidérmicas unicelulares, o bien complejas estructuras multicelulares. Frecuentemente están muy ramificados. A veces están constituidos por células vivas, muchas de las cuales son glandulares y segregan aceites y otras substancias. Los pelos urticantes de la ortiga entran dentro de esta categoría. Son formaciones unicelulares alargadas y afiladas, que contienen un fluido y se mantienen turgentes gracias a una elevada presión interna. Los extremos de estos pelos están algo ensanchados y ligeramente vueltos hacia un lado. Cuando se tocan, se rompe generalmente el extremo, quedando una punta semejante a la de un aguja hipodérmica. Ésta perfora fácilmente la piel e inyecta el fluido, que produce considerable irritación.

Los pelos epidérmicos de las hojas de otras plantas están muertos y frecuentemente llenos de aire. En el gordolobo común *(Verbascum thapsus)* estos pelos muertos están ramificados (fig. 4-12, *C*) y se encuentran con tal profusión que dan a la hoja un aspecto lanoso o afelpado. En muchos miembros de la familia de la mostaza y de la malva los pelos presentan forma estrellada. En otras plantas son escamiformes. A veces son estructuras blandas, filamentosas, que dan a

Escaneado con CamScanner

la hoja un aspecto aterciopelado, mientras que en otras son duros y afilados, como las espinas foliares de los cardos.

Aunque la mayoría de los diferentes tipos de pelos epidérmicos son característicos de determinadas especies vegetales, su desarrollo está muy influido, por lo menos en algunos casos, por las condiciones ambientales. La producción de pelos foliares está generalmente más pronunciada en las plantas que viven en ambientes secos. Las hojas jóvenes están generalmente más densamente cubiertas con pelos que las más viejas. Ello es especialmente verdad en el caso de muchas plantas perennes con yemas durmientes que se abren durante el tiempo fresco en la primavera. Las hojas jóvenes de las yemas del castaño de Indias son tan peludas que es difícil reconocer que son hojas; pero al ir saliendo las hojitas de las yemas y extenderse, su pilosidad va desapareciendo paulatinamente.

Estomas. La epidermis inferior, y a veces también la superior, está perforada por numerosos poros denominados estomas (figs. 4-11, 4-13, 4-15). Cada estoma está constituido por una diminuta abertura situada entre dos células epidérmicas muy especializadas que reciben el nombre de ***células de cierre***. Mientras que el término de estoma se aplica, en sentido estricto, a la abertura comprendida entre las células de cierre, se generaliza a veces también a toda la

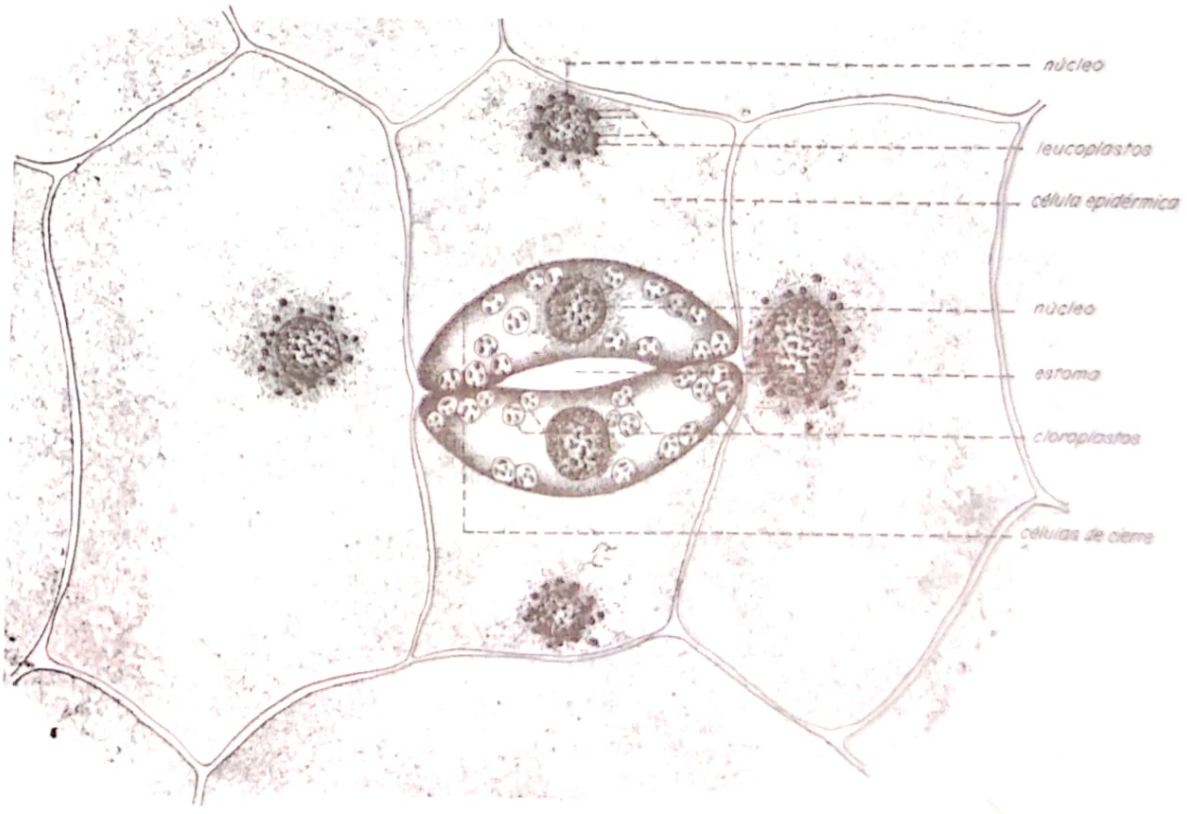


FIG. 4-13. Vista superficial de un estoma de una hoja de *Tradescantia*. (*Dibujado por Elsie M. McDougle.*)

Escaneado con CamScanner

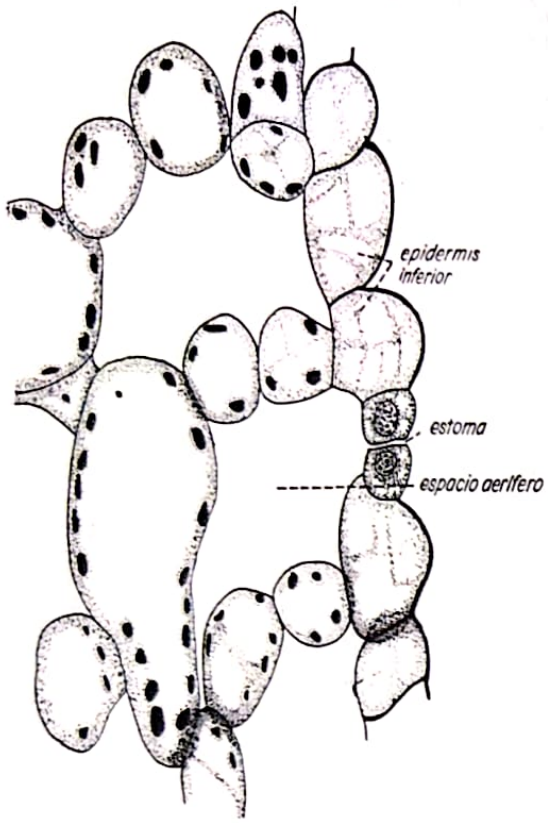


FIG. 4-14. Sección transversal de un trozo de hoja de agracejo en la que se observa un estoma en comunicación con una cámara de aire. *(Dibujado por J. G. Bechtel.)*

estructura en conjunto, comprendidas las células de cierre.

Los estomas pueden apreciarse observando la hoja superficialmente. La epidermis inferior de muchas hojas puede arrancarse con facilidad, especialmente después de haber frotado la hoja durante algún tiempo entre el pulgar y los demás dedos. Cuando se hace una sección de la epidermis arrancada de este modo y se examina con el microscopio, los estomas aparecen en fuerte contraste con el resto de la epidermis. Las dos células de cierre presentan forma de habichuela o de media luna y están unidas entre sí por los extremos curvos de sus caras cóncavas, que dejan entre sí una ligera hendidura, el estoma propiamente dicho, y presentan en conjunto forma circular u ovalada (fig. 4-13). Generalmente, la abertura que queda entre las células de cierre es considerablemente menor que el orificio practicable con un alfiler. El agujero más pequeño, visible a simple vista, que puede hacerse en una hoja de papel del grosor de esta página mediante una aguja de disección corriente, tendría alrededor de 100 μ (1 μ = 0,001 mm). En comparación con ello, el tamaño medio de los estomas es únicamente de unas 18 μ de longitud por 6 μ de anchura. Mediante las oportunas mediciones, se ha encontrado que el área media de abertura en 37 clases de plantas cultivadas es de 92 μ cuadradas.

Las membranas de las células de cierre que rodean al estoma son por lo general más gruesas que las membranas opuestas (fig. 4-11). El protoplasma es más denso que el de las células epidérmicas ordinarias y está siempre presente un núcleo muy visible. Generalmente se encuentra almidón en el protoplasma de las células de cierre, no así, normalmente, en las demás células de la hoja, como ocurre en muchas monocotiledóneas. A diferencia de las células epidérmicas, las células de cierre contienen cloroplastos, por lo que son de color verde.

Apertura y cierre de los estomas. Los estomas no son simples aberturas de la epidermis, sino poros capaces de abrirse y cerrarse. Se ha dicho ya anteriormente a propósito de las células de cierre, que las membranas que bordean al estoma

Escaneado con CamScanner

propiamente dicho son generalmente más gruesas que las membranas exteriores. Este desigual espesor de las membranas opuestas, junto con la forma de las células de cierre y su mutua posición respectiva, determinan que cuando las células de cierre están turgentes, es decir, hinchadas por la presión interna de su contenido líquido, la abertura comprendida entre ambas es mayor o, dicho de otro modo, el estoma se encuentra completamente abierto. Por el contrario, cuando las células de cierre están flácidas, el estoma se cierra. La apertura y cierre de los estomas está, pues, condicionado por los cambios de turgencia de las células de cierre. Se han propuesto diferentes explicaciones para dar razón de dichos cambios de turgencia de las células de cierre. La más antigua de ellas es la de que dependen de los cambios osmóticos originados a consecuencia de las transformaciones sufridas por los hidratos de carbono que se encuentran en las células de cierre. Otra, los atribuye a la hidratación y deshidratación de los coloides de las células de cierre. En estas explicaciones la luz, la presencia de cloroplastos, la concentración de CO_2 y los cambios en la acidez de las células de cierre, se consideran factores contribuyentes.

La apertura y cierre de los estomas regula el intercambio de gases entre los tejidos interiores de la hoja y la atmósfera que los rodea, siendo este cambio necesario para la respiración y la fotosíntesis. En estas condiciones tiene lugar también el escape de vapor de agua, incluso aun cuando sea perjudicial para la planta. Es importante advertir que la planta es completamente incapaz de cerrar sus estomas antes de que se produzca la marchitez. La apertura y cierre de los estomas son procesos completamente físicos y químicos frente a los cuales las plantas son completamente pasivas. La difusión de gases y del vapor de agua a través de los estomas viene facilitada además por la presencia invariable de una cámara de aire en el mesofilo esponjoso, inmediatamente por debajo del estoma y en comunicación con él.

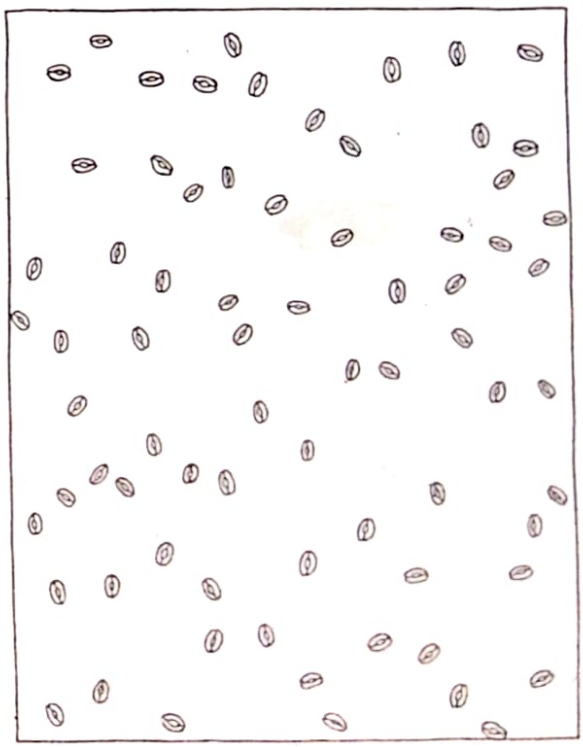


FIG. 4-15. Diagrama representativo de la distribución de los estomas en una hoja de geranio; dimensiones de la sección: 576 por 800 μ o sea unos 0,46 mm cuadrados.

En la mayoría de las plantas dicotiledóneas de hojas delgadas propias de las regiones húmedas, los estomas permanecen abiertos durante todo el día y cerrados durante la no-

Escaneado con CamScanner

che. En la patata, los estomas están abiertos continuamente, salvo durante unas tres horas después de la puesta del sol. Los estomas de la col, calabaza, tulipán y cebolla tienden asimismo a permanecer continuamente abiertos. Los estomas de los cereales como el trigo, avena y cebada, están cerrados durante toda la noche y sólo se abren parcialmente durante el día.

Distribución de los estomas. En muchas hojas, los estomas están limitados a la superficie inferior de las mismas. En otras, se encuentran en ambas caras y en las hojas flotantes de las plantas acuáticas únicamente en la cara superior. Por término medio se encuentran en número de 100 a 300 por milímetro cuadrado de superficie foliar (fig. 4-15), si bien en las hojas adultas del roble han llegado a contarse hasta 1400 por milímetro cuadrado. Si se tiene en cuenta que un milímetro cuadrado es una superficie muy pequeña, ligeramente menor a la del extremo plano de la mina de un lapicero, resulta evidente que los estomas son muy numerosos. El número efectivo de estomas que se encuentran en las hojas de algunas plantas comunes figura en el cuadro siguiente.

Planta	Cara superior	Cara inferior
Guisante común	101	216
Nenúfar blanco	460	0
Olivo	0	625
Girasol	175	325
Arce de Noruega	0	400
Nogal negro	0	461
Tigridia	62	62
Pino blanco	142	0
Calabaza	28	269
Trigo	33	14

Debe quizás indicarse también que los estomas no están limitados exclusivamente a las hojas, sino que también se presentan en todas las partes de la planta que tienen una epidermis funcional, excepto en las raíces.

El mesofilo. Entre las capas epidérmicas superior e inferior se encuentra la importante región de la hoja conocida con el nombre de mesofilo. Las células situadas inmediatamente por debajo de la epidermis superior tienen forma aproximadamente rectangular, según puede observarse en una sección transversal de la hoja, con los ejes longitudinales de las células perpendiculares a la superficie de la misma. Estas células están dispuestas formando una especie de empalizada, en una o más capas o filas compactas, debido a lo cual han recibido el nombre de ***mesofilo en empalizada*** (fig. 4-11). Los espacios aeríferos comprendidos entre dichas células son generalmente muy pequeños. Estas células están llenas de cloroplastos, lo que proporciona a la superficie superior de la hoja un color verde mucho más oscuro que el de la cara inferior.

Escaneado con CamScanner

Las células de la parte inferior del mesofilo tienen forma muy irregular y están mucho menos apretadas que las anteriores. En esta parte existen numerosos y grandes espacios intercelulares, dándole una apariencia esponjosa, por lo que ha recibido el nombre de ***mesofilo esponjoso*** (fig. 4-11). Los espacios intercelulares del mesofilo esponjoso están en comunicación directa con los estomas de la superficie inferior de la hoja y, por tanto, con el aire ambiente. De esta manera casi todas las células del mesofilo pueden recibir directamente de la atmósfera el anhídrido carbónico y el oxígeno, así como expulsar estos gases a la atmósfera. Las células del mesofilo esponjoso contienen también cloroplastos, pero raras veces son éstos tan numerosos como en el mesofilo en empalizada.

Todas las células ordinarias del mesofilo pertenecen al tipo de tejido denominado parénquima. Debido a que las células del mesofilo contienen cloroplastos, reciben a veces el nombre de ***clorénquima.*** Las células clorenquimatosas del

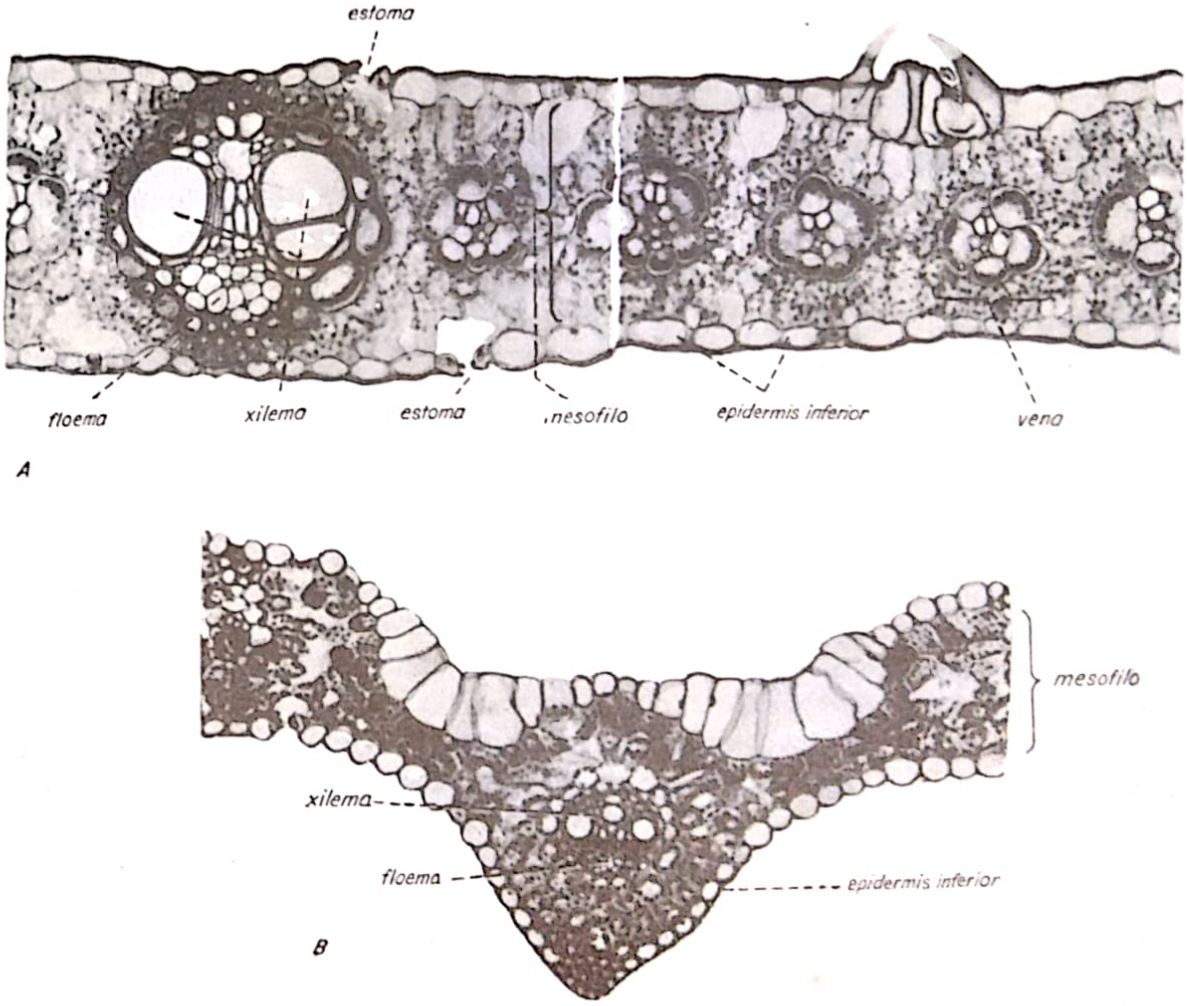


FIG. 4-16. Secciones transversales de hojas de plantas monocotiledóneas; *A*, maíz *(Zea mays)*; B. graminea azul de Kentucky *(Poa pratensis). (Microfotografías por D. A. Kribs.)*

mesofilo son las principales células productoras de hidratos de carbono del vegetal.

La descripción precedente del mesofilo corresponde principalmente a las dicotiledóneas corrientes. Sin embargo, incluso en ellas la estructura es a veces completamente diferente de la que acabamos de describir. Algunas de estas diferencias son características de determinadas especies de plantas, mientras que otras son debidas al ambiente en el que la planta se desarrolla. En general los tejidos del mesofilo son mucho más compactos, con espacios aeríferos menores en las plantas expuestas a la acción directa de la luz solar. En este caso pueden existir dos o tres capas en empalizada. Por el contrario, en las plantas que viven en la sombra, el mesofilo en empalizada puede asemejarse más al mesofilo esponjoso. Las monocotiledóneas en conjunto, y las gramíneas en particular, presentan frecuentemente una disposición completamente distinta observadas en sección transversal (fig. 4-16). En las gramíneas no existe una diferenciación bien definida del mesofilo en tejido en empalizada y tejido esponjoso. Las células son más o menos compactas y angulares por todas partes, con espacios aeríferos únicamente en las proximidades de los estomas, pero éstos se encuentran tanto en la cara superior como en la inferior de las hojas. Pueden presentarse muchas otras variaciones.

Las venas. Las venas de la hoja destacan mucho en el seno del tejido esponjoso del mesofilo (fig. 4-11). Las venas son las partes terminales de un sistema vascular que se extiende a través de toda la planta desde la raíz hasta las hojas e intervienen en la conducción del agua y de las substancias minerales y orgánicas, así como en el refuerzo y soporte. Las venas o haces vasculares de la hoja están, en general, restringidos al mesofilo esponjoso, pero los mayores, como las venas medias, pueden extenderse desde la epidermis superior hasta la inferior. En las hojas de inervación reticulada, las venas se ramifican múltiples veces en todas las direcciones. Por consiguiente, en una sección transversal, algunas de las venas quedarán seccionadas longitudinalmente y otras transversalmente, con todas las situaciones intermedias. Como las venas van siendo cada vez de menor tamaño al irse ramificando en el seno del tejido mesofilo, también variará el tamaño de sus correspondientes secciones. En las secciones transversales de las hojas de las gramíneas, en las que las venas son paralelas, sólo aparecerán las secciones transversales de las mismas.

Las venas mayores constan generalmente de tres tejidos diferentes, una ***vaina esclerenquimatosa*** externa; un grupo de células conductoras del agua, que constituyen el ***xilema***, situado hacia la superficie superior de la hoja; y el ***floema*** o tejido conductor de substancias alimenticias, orientado hacia la superficie inferior (fig. 4-17, *A-C*).

La ***vaina de esclerénquima*** está formada por células fibrosas, de membranas gruesas que proporcionan solidez al haz vascular. Esta vaina puede rodear completamente al haz o bien quedar limitada a la parte superior o inferior del haz. Esta vaina esclerenquimatosa se encuentra exclusivamente en las venas

Escaneado con CamScanner

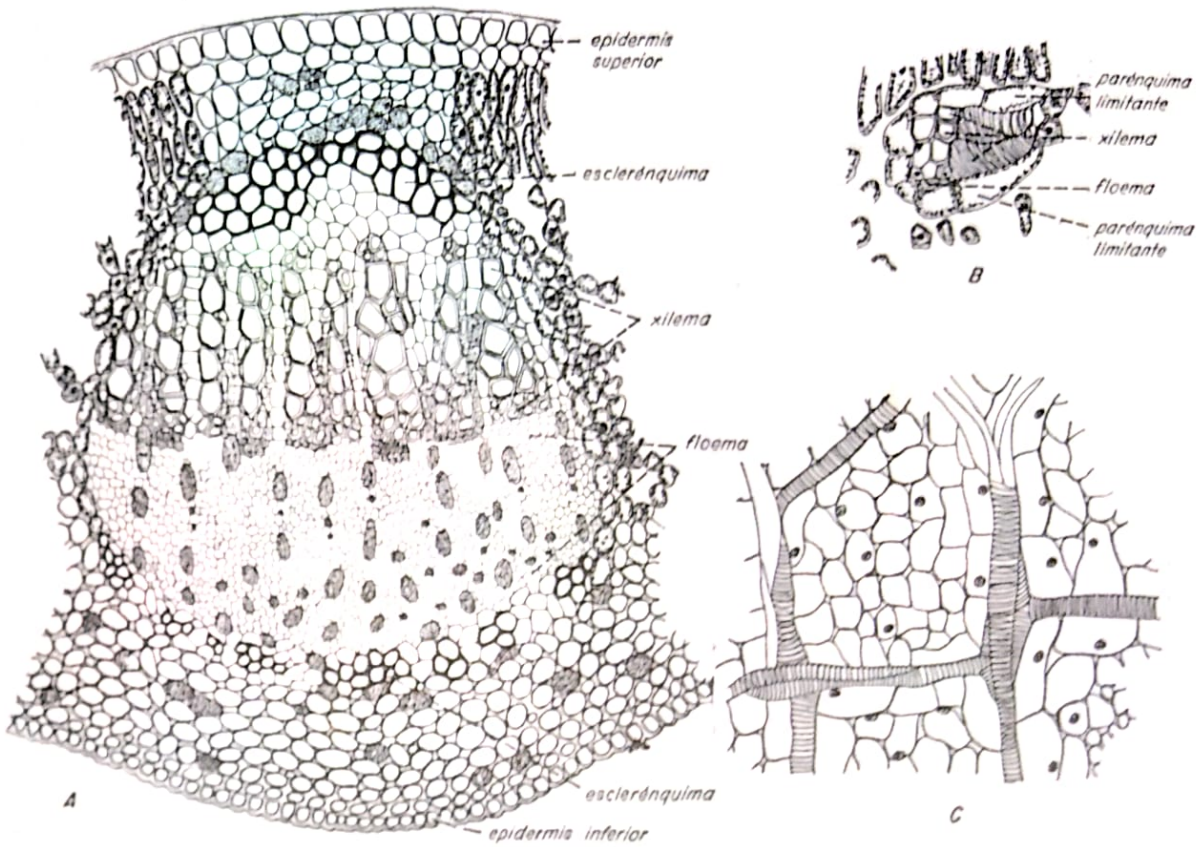


FIG. 4-17. *A*, sección transversal de una de las venas mayores de una hoja de peral; *B*, sección transversal de una vena más pequeña de la misma hoja; *C*, sección de una hoja de tabaco cortada paralelamente a la superficie y mostrando las venas en vista longitudinal. *(Dibujos de Helen. D. Hill.)*

principales, mientras que en las menores dicha vaina está formada por células parenquimatosas incoloras que reciben igualmente el nombre de ***parénquima limitante*** (fig. 4-17, *B*).

El ***xilema*** de la vena está constituido por células alargadas con espesamientos interiores, frecuentemente espiralados o reticulados (fig. 4-17, *C*). Estas son las principales células conductoras del agua y poseen fundamentalmente la misma estructura que en otras partes de la planta. Las células individuales están unidas por sus extremos para formar largos tubos denominados tráqueas o vasos. El xilema de las venas principales consta también de fibras y de células parenquimatosas. Al ir disminuyendo de tamaño las venas a consecuencia de su ramificación, disminuye asimismo el tamaño del xilema. Finalmente, un vaso sencillo, o traqueida, puede encontrarse al terminar en el tejido mesofilo.

El floema del haz, al igual que se encuentra en otras partes de la planta, consta generalmente de tubos cribosos, células acompañantes y células de parénquima. Los tubos cribosos son los encargados de transportar los alimentos fuera de la hoja a medida que van siendo fabricados. Al ir disminuyendo el tamaño

Escaneado con CamScanner

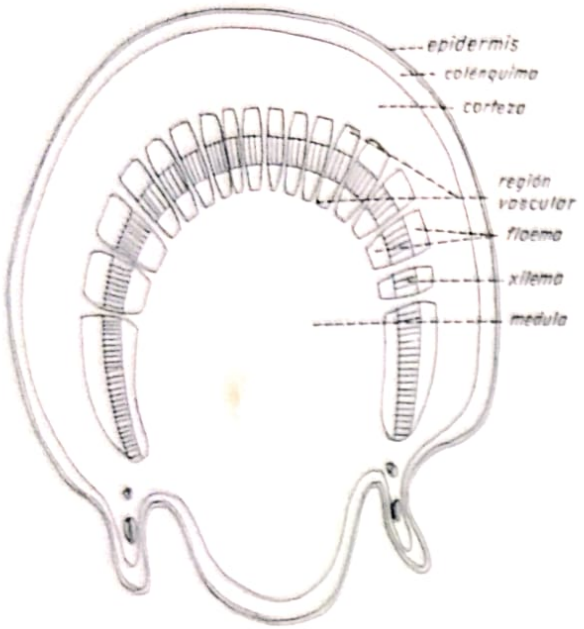


FIG. 4-18. Diagrama de una sección transversal de un peciolo de una hoja de patatera. *(Dibujado por Helen D. Hill.)*

de las venas, los tejidos del floema van reduciéndose paulatinamente hasta que finalmente constan de células parenquimatosas.

Las venas están distribuidas de manera tan completa por el tejido mesofilo esponjoso que cualquiera de las células elaboradoras de alimentos queda situada, cuanto más, a dos o tres células de distancia del suministro de agua, hallándose asimismo en comunicación más o menos directa con el floema.

El pecíolo. En sección transversal, la estructura interior del pecíolo se asemeja a la de un tallo joven (fig. 4-18, *D*). Existe una epidermis alrededor de la porción externa y una gran masa de tejido parenquimatoso fundamental en el centro, atravesada por uno o más haces de tejido vascular. Generalmente existen varios haces vasculares separados, dispuestos en círculo o en semicírculo. Estos haces constan de una vaina esclerenquimatosa, de xilema y de floema. El xilema está situado hacia la parte superior del peciolo y el floema dirigido hacia la cara inferior. Los haces vasculares son continuación de los del tallo, continuándose a su vez con los del limbo foliar. A menudo se encuentran grupos de células esclerenquimatosas en el interior de la epidermis. Dichas células, junto con el esclerénquima que se encuentra alrededor de los haces, determinan el fortalecimiento del pecíolo.

Abscisión y caída de la hoja. En las regiones templadas, las hojas de las plantas cesan más pronto o más tarde de realizar sus funciones y mueren. En algunas especies, las hojas muertas permanecen en la planta hasta que se descomponen y desintegran, pero en muchas plantas leñosas, como los árboles comunes de hoja ancha, todas las hojas caen regularmente en otoño. Su desprendimiento se realiza debido a la formación en la base del pecíolo, en el punto de inserción en el tallo, de una capa especial de células, denominada ***capa de abscisión*** (fig. 4-19). Esta capa comienza generalmente a desarrollarse mucho antes de que las hojas inicien su caída. Está constituida por una banda de células parenquimatosas que se extiende a través de toda la región basilar del pecíolo, con excepción de los tejidos vasculares.

Al avanzar la estación, las membranas de las células de la capa de abscisión se reblandecen debido a su gelatinización, a consecuencia de determinados proce-

Escaneado con CamScanner

sos químicos. Ello determina su mutua separación hasta que, finalmente, la hoja queda sostenida únicamente por el tejido vascular. Más pronto o más tarde, el tejido vascular se rompe a su vez, a consecuencia de las oscilaciones de la hoja motivadas por el viento, o bien debido a las heladas, y, finalmente, se desprende la hoja. La acción ejercida por las heladas sobre este fenómeno puede observarse fácilmente durante las mañanas soleadas y brillantes subsiguientes a noches frías acompañadas de heladas. Al fundir el sol el hielo formado en el punto donde tendrá lugar la abscisión, las hojas se desprenden frecuentemente en abundancia. En algunos robles y en otras especies no es raro observar cómo algunas de las hojas muertas permanecen unidas al árbol durante el invierno. Ello puede ser debido a que los cordones vasculares no lleguen a romperse o bien a que no se desarrolla completamente la capa de abscisión.

Junto con la capa de abscisión se forma generalmente, entre ésta y el tallo, una capa protectora de células de corcho (lignosuberificadas). Esta capa puede formarse antes de que tenga lugar la caída de la hoja o con posterioridad a su desprendimiento. En algunos casos su formación se realiza a consecuencia de

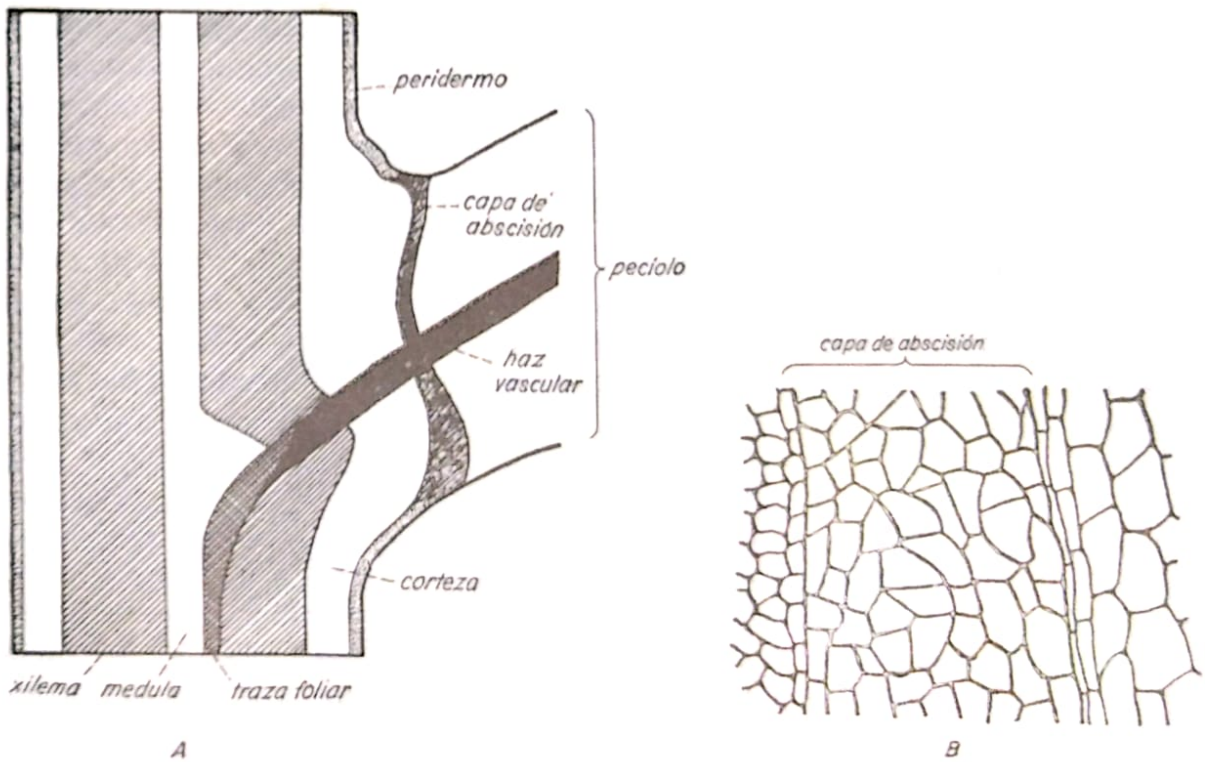


FIG. 4-19. *A*, diagrama mostrando la capa de abscisión de la hoja; sección radial de la rama y de la base foliar de *Juglans cinerea*. La capa de abscisión se extiende a través del haz vascular únicamente por las células parenquimatosas; todas las demás células se rompen mecánicamente. *B*, detalle de la estructura celular de una pequeña parte de la capa tres semanas antes de la caída de la hoja. *(De A. J. Eames y L. H. MacDaniels, Introduction to Plant Anatomy, McGraw-Hill Book Company, Inc., Nueva York, 1925.)*

Escaneado con CamScanner

transformaciones en las membranas de las células ya presentes y, en otras, a consecuencia de la división celular, originándose así un tejido suberoso semejante al que se encuentra en la parte externa del tallo. En todos los casos, esta capa suberosa determina la cicatrización de la herida causada por el desprendimiento de la hoja.

Las plantas que pierden regularmente todas sus hojas al término del período vegetativo se denominan plantas de follaje caduco. Las que las conservan durante todo el año reciben el nombre de plantas de follaje perenne. Las hojas de estas últimas, como los rododendros, algunos laureles, pinos, abetos y muchas otras coníferas, persisten frecuentemente durante 3 a 4 años y aun más. Incluso en estas especies existe una caída más o menos periódica de las hojas más viejas. El pino blanco las pierde en abundancia a fines de otoño, pero las hojas que caen son generalmente las que brotaron durante los dos o tres años anteriores.

PROCESOS FISIOLÓGICOS DE LAS HOJAS

Determinados procesos fisiológicos son comunes a todas las células vivas dondequiera que se encuentren situadas en la planta. Entre estos procesos figuran la digestión, la respiración y la asimilación. Como la hoja está constituida casi completamente por células vivas, realiza todos estos procesos. Sin embargo, debido a su estructura y posición particulares, la hoja ordinaria realiza ciertos procesos fisiológicos con mayor intensidad que otros. El más importante entre todos ellos es, sin duda, la fotosíntesis o fabricación de hidratos de carbono, y la transpiración, consistente en la eliminación de vapor de agua por parte de la planta. La fotosíntesis se examinará en el capítulo siguiente. No obstante, puede subrayarse ahora ya que la hoja es el principal centro de este importante proceso en el vegetal. Consideraremos únicamente en este capítulo el proceso de la transpiración.

TRANSPIRACIÓN

Puede definirse la transpiración como la expulsión de vapor de agua desde los tejidos internos de las plantas vivientes. Este tipo de pérdida de agua es común a todas las plantas terrestres. Puede tener lugar en cualquier parte de la planta que se halle en contacto con el exterior, pero la estructura y la posición de las hojas son tales que las mayores pérdidas de agua se realizan generalmente a través de ellas. Es fácil demostrar que, efectivamente, tiene lugar esta pérdida de agua colocando a una planta que está plantada en un tiesto debajo de una campana de cristal bien seca. Aun cuando se recubra con gelatina la superficie de la tierra en el tiesto, pronto se observará cómo la humedad se concentra sobre las paredes de la campana cuando el aire situado dentro de la misma alcanza la

Escaneado con CamScanner

saturación, formándose gotitas que pronto se deslizarán a lo largo de la pared. Una campaña colocada en idénticas condiciones, pero sin contener ninguna planta en su interior, no condensará el vapor de agua.

La cantidad efectiva de agua perdida mediante la transpiración puede determinarse cuantitativamente pesando a intervalos regulares a una planta colocada en un tiesto, el suelo de la cual se ha tapado con un revestimiento de parafina o goma, de manera que de ninguna parte pueda escaparse el agua, salvo de la planta (figura 4-20). Cuando se realiza este experimento, se comprueba cómo la planta va perdiendo peso continuamente. Puede demostrarse además fácilmente que esta pérdida de peso es debida exclusivamente a la transpiración. Un método visual para determinar con facilidad la cantidad de transpiración lo constituye el potómetro (fig. 4-21), en el que la pérdida de agua impulsa a una burbuja de aire a lo largo de una escala.

FIG. 4-20. Experimento para determinar la pérdida de peso a consecuencia de la transpiración. *(Fotografía cortesía de F. D. Kern de The Essentials of Plant Biology. Harper & Brothers, Nueva York, 1947.)*

Transpiración cuticular y estomática. Se distinguen dos tipos de transpiración, la transpiración cuticular o difusión directa del vapor de agua a través de la cutícula de la epidermis y la transpiración que se realiza a través de los estomas. La primera es menos importante, debiéndose a ella menos del 10 % de la cantidad total de agua transpirada desde las hojas, en circunstancias normales.

La mayor pérdida de agua se realiza a través de los estomas de las hojas. La estructura y el funcionamiento de éstos han sido considerados ya anteriormente. Se afirmaba allí que la apertura de los estomas es necesaria para el intercambio de gases que acompaña a la fotosíntesis y que, cuando están abiertos, el agua se pierde irremediablemente a través de los mismos. La pérdida de agua puede ser tan importante que la transpiración exceda a la cantidad de agua absorbida, con lo que se iniciará la marchitez de la planta. Por esto las hojas anchas de las plantas, como la calabaza común, se marchitan a veces parcialmente durante un día cálido y soleado, debido a que la planta nada puede hacer para impedir dicha pérdida de agua. Sólo una vez que el agostamiento se ha

Escaneado con CamScanner

iniciado se cierran los estomas, debido exclusivamente a que las células de cierre, junto con las restantes células de la hoja, pierden su turgencia.

Relación con la evaporación. La transpiración podría definirse como la evaporación realizada por los tejidos vivos de las plantas. Una parte esencial del proceso tiene lugar de la misma manera que en el caso de la evaporación, es decir, la transformación del agua en vapor de agua. Los mismos factores que influyen en la proporción de la evaporación a partir de una superficie inerte ejercen sus efectos similares sobre la transpiración. La diferencia consiste en que la transpiración se realiza por parte de tejidos vivos, estando, por consiguiente, influida por la estructura y la fisiología de la planta, mientras que en el caso de la evaporación está controlada exclusivamente por parte de los factores ambientales. Por este motivo la transpiración se considera como un proceso fisiológico.

Cuando la transpiración se considera exclusivamente desde el punto de vista de la superficie de la hoja que interviene en ella, se observa que este proceso es considerablemente menor que la evaporación que se realizaría en un área igual. Así, se ha observado que bajo las mismas condiciones la intensidad de la transpiración de un girasol durante la noche es sólo aproximadamente de una cuarta parte de la intensidad de evaporación a partir de una superficie libre de agua y, durante el día, de unas tres cuartas partes. Estos valores varían considerablemente con las diferentes plantas.

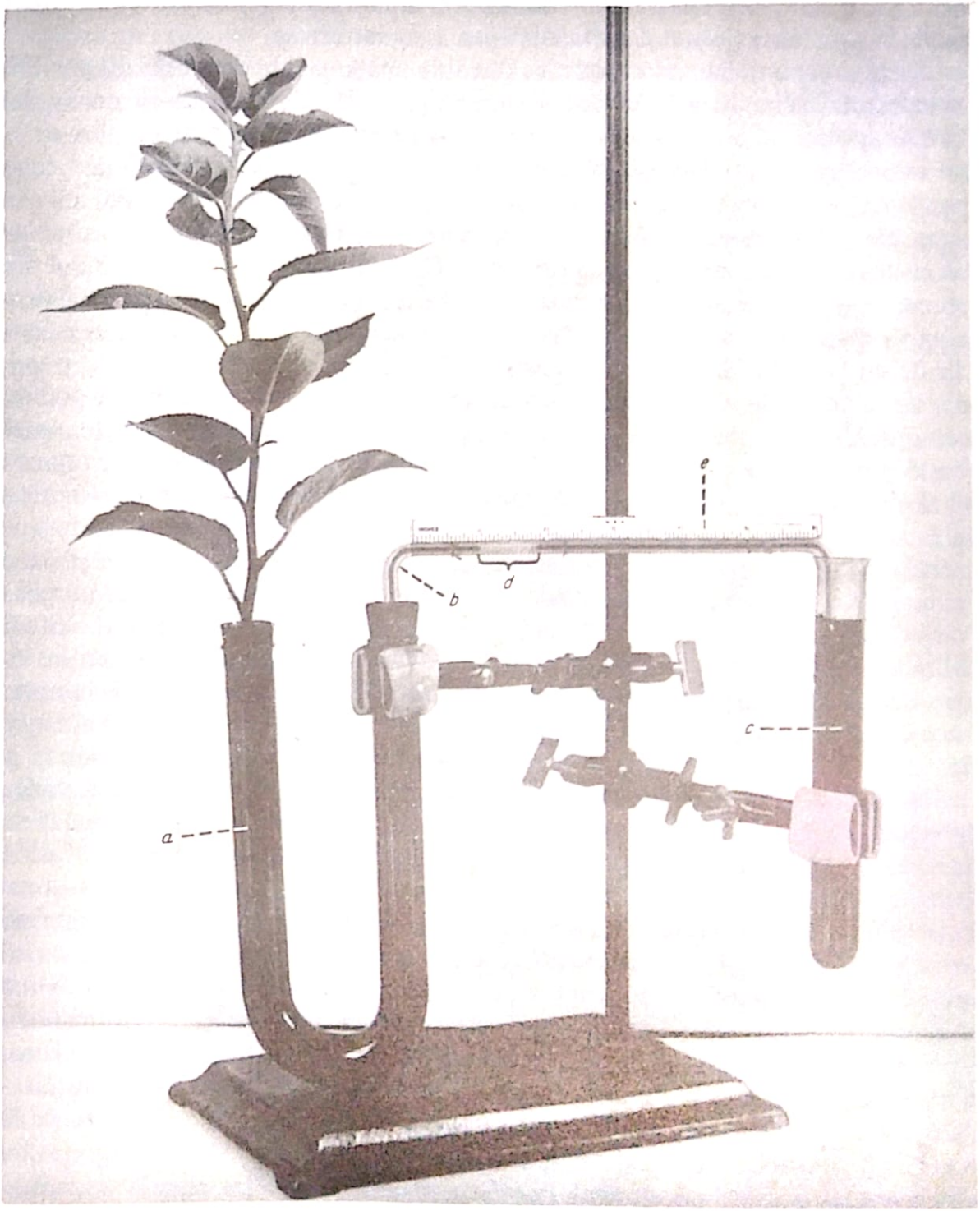
Condiciones que afectan la intensidad de transpiración. La intensidad con que una planta elimina vapor de agua no es constante sino que fluctúa con el estado de la atmósfera ambiente así como también con cierto número de factores que actúan dentro de la propia planta. Ambos tipos de factores pueden designarse como factores externos e internos, o vegetales, respectivamente.

Factores externos. Los factores externos más importantes que afectan la intensidad de la transpiración son la energía radiante, la humedad, la temperatura, las corrientes de aire, la presión atmosférica, los factores del suelo y las películas de polvo y otros materiales depositados sobre las hojas.

FIG. 4-21. Potómetro para el estudio de la intensidad de la transpiración. Una ramita con hojas se sujeta por medio de un tapón de goma perforado, en un brazo de un tubo en U, *a*, lleno de agua hervida y enfriada a la que se ha añadido un poco de tionina. Un tubo capilar acodado, *b*, que pasa a través de un tapón con un solo agujero se introduce en el otro brazo del tubo en U hasta que el líquido salga por el extremo libre del tubo capilar. Al perderse agua a consecuencia de la transpiración del brote con hojas, el aire penetra por el extremo libre del tubo capilar. Tan pronto como penetra una burbuja de aire en el tubo, se introduce su extremo libre en un tubo de ensayo, *c*, lleno asimismo de agua hervida coloreada con tionina. La intensidad de la transpiración se determina observando el tiempo necesario para que la burbuja, *d*, se desplace a lo largo de la escala, *e*, sujeta a la parte posterior del tubo capilar. Para colocar de nuevo la burbuja en el cero de la escala, el tubo capilar se hunde más en el tubo en U. Mediante este método puede apreciarse la influencia relativa de la luz, de la oscuridad, de las corrientes de aire y de diversas temperaturas.

Escaneado con CamScanner

Energía radiante. La fuente de radiaciones de las plantas que crecen en el exterior está constituida por la radiación solar directa o reflejada. Esta radiación contiene no sólo los rayos visibles, o luz, sino también los rayos invisibles, infrarojos y ultravioletas. La radiación visible o luz es la que determina la apertura



de los estomas, quedando con ello expuestas las células interiores saturadas de la hoja a la atmósfera e incrementándose mucho de esta manera la intensidad de la transpiración. Pero, además de esto, la transpiración está todavía incrementada porque muchos de los componentes celulares absorben la energía radiante transformándola en calor, que actúa de manera efectiva aumentando la vaporización del agua. Esta absorción no queda limitada a la radiación visible sino que afecta también a la ultravioleta y, especialmente, a la infrarroja.

De la energía radiante total que incide sobre una hoja, alrededor del 10 por 100 es reflejada, otro 10 por 100 se transmite a través de la hoja, y cerca del 80 por 100 restante es absorbida. Parte de la energía absorbida se emplea en la fotosíntesis y quizás en otros procesos, y parte de la misma es irradiada de nuevo por la hoja, pero una gran cantidad se consume en la transpiración. Por ello la intensidad de la transpiración está estrechamente correlacionada con los cambios en la intensidad de la irradiación incidente. Como la intensidad de la luz del día aumenta gradualmente desde la mañana hasta el mediodía y disminuye de nuevo a partir del mediodía hasta la noche, debería esperarse un incremento correspondiente en la intensidad de la transpiración desde la mañana al mediodía y una disminución desde el mediodía hasta la noche, lo que efectivamente ha podido comprobarse. No obstante, la máxima intensidad tiene lugar generalmente entre las 13 y las 14 horas y la intensidad mínima, por la noche. La transpiración nunca es tan rápida durante la noche como en un día brillante, soleado. En los cereales, la intensidad media de la transpiración durante la noche se ha comprobado que es sólo del 3 al 5 por 100 de la que tiene lugar durante el día, y en muchas plantas la intensidad es por lo menos cinco veces mayor durante el día. Las amplias variaciones en la intensidad de la radiación solar debidas a la nubosidad, altitud, latitud y a las estaciones, determinan otros cambios correspondientes en la intensidad de la transpiración. El efecto combinado de la radiación sobre la apertura de los estomas y sobre el incremento de la vaporización del agua hace que sea el factor particular externo más importante que afecta a la transpiración.

Humedad. La cantidad de vapor de agua presente en la atmósfera que rodea inmediatamente al vegetal es un factor que afecta de manera importante a la pérdida de agua. La transpiración debe considerarse como un proceso de difusión en el cual el vapor de agua pasa de un lugar de elevada concentración (los espacios intercelulares de la hoja) a una región de débil concentración (el aire exterior). La intensidad de esta difusión depende directamente de las concentraciones relativas del material que se difunde. El aire se encuentra generalmente próximo al punto de saturación en los espacios intercelulares de la hoja. Si la atmósfera exterior está saturada o próxima a la saturación, como ocurre en días húmedos, con nieblas, la transpiración será escasa. En general, la intensidad de la transpiración varía inversamente con la humedad de la atmósfera, siendo el efecto de la humedad en este caso el mismo que en el de la evaporación. Sin embargo, se ha comprobado, que incluso en una atmósfera saturada se realiza algo la transpira-

Escaneado con CamScanner

ción. Ello se debe probablemente a que la temperatura interior de la hoja puede ser unos grados más elevada que la de la atmósfera ambiente.

Temperatura. El efecto del aumento de la temperatura se traduce en un incremento de la transpiración, no sólo porque acelera el proceso puramente físico de transformación del agua en vapor sino porque, además, a temperatura elevada el aire es capaz de retener mayor cantidad de humedad que el aire frío. Por consiguiente, cuando sube la temperatura de la atmósfera, su capacidad de retención de agua aumenta, incrementándose así la transpiración. Inversamente las bajas temperaturas disminuyen la cantidad de transpiración, si se mantienen constantes otros factores. Es obvio, por consiguiente, que los efectos de la temperatura están estrechamente correlacionados con los de la humedad. La importancia de la energía radiante al contribuir a incrementar la temperatura interna de la hoja se ha indicado ya anteriormente. Los vegetales, a diferencia de los animales superiores, no mantienen una temperatura constante sino que tienden a adquirir la temperatura del ambiente en que viven. Todo aumento de la temperatura atmosférica, tenderá, por consiguiente, a elevar la temperatura del vegetal y, por tanto, la intensidad de la transpiración.

Corrientes de aire. Las corrientes de aire tienen la misma importancia para la transpiración que para la evaporación a partir de una superficie de agua libre. Cuando el aire que rodea inmediatamente la superficie de transpiración va siendo renovado constantemente por las corrientes de aire, la transpiración aumentará. Si en cambio no es renovado, este aire va saturándose cada vez más de vapor de agua, la diferencia entre la humedad del aire interior y exterior va disminuyendo y la transpiración también. No obstante, se ha observado que las corrientes de aire moderadas son más efectivas que un viento fuerte.

Presión atmosférica. La presión barométrica de la atmósfera afecta a la intensidad de la transpiración al influir sobre la intensidad de evaporación del agua. Por este motivo, la evaporación del agua es más rápida en el vacío que en el aire. En general, cuanto más elevada es la presión tanto menor será la intensidad de la transpiración. Este factor es de menor importancia en cualquier localidad pero debe ser muy tenido en cuenta al comparar la intensidad de transpiración en las altitudes elevadas con la intensidad en lugares situados a escasa altura. En las altitudes elevadas la presión es baja, y como quiera que probablemente existirá también escasa humedad y una gran intensidad de radiación, la intensidad de la transpiración en tales condiciones es generalmente muy elevada. Es interesante notar que las plantas que crecen en altitudes elevadas presentan generalmente un porte enano y disponen con frecuencia de estructuras que tienden a reducir la pérdida de agua.

Factores del suelo. Determinadas condiciones del suelo, como son el contenido en agua, la concentración de la solución del suelo, su composición y la temperatura, influyen indirectamente sobre la intensidad de la transpiración, puesto que afectan a la intensidad de la absorción de agua por parte de la planta.

Escaneado con CamScanner

Si el contenido en agua es muy bajo o si la concentración de la disolución del suelo demasiado elevada, el agua no puede ser absorbida con facilidad por la planta de lo que finalmente resultará una disminución de la transpiración. Por el contrario, ésta alcanzará un valor máximo en un suelo que tenga únicamente la cantidad de agua adecuada para el cultivo. Una mayor cantidad de agua en el suelo apenas si ejerce ningún efecto. Cuando el contenido de agua en el suelo sea tan bajo que llegue a causar la marchitez de la planta, las células de cierre de los estomas, junto con las demás células de la hoja, pierden su estado de turgencia y los estomas se cierran. Une vez que la hoja ha comenzado a marchitarse, disminuye, por consiguiente, la intensidad de la transpiración.

Las *películas de polvo* o de materias pulverizadas sobre las hojas tienden en general a aumentar la intensidad de la transpiración. Frecuentemente el incremento es mayor por la noche que durante el día.

Factores internos del vegetal. Como se ha afirmado previamente, la intensidad de la transpiración viene también influida por la estructura y por otros factores que radican en la propia planta, siendo este hecho lo que determina que la transpiración sea diferente de la evaporación ordinaria. Debido a la existencia de amplias diferencias en la estructura general entre las diferentes especies vegetales, pueden darse asimismo grandes diferencias en la intensidad de la transpiración entre las distintas especies, cuando estén en condiciones ambientales idénticas. Las estructuras que actúan determinando la reducción de la pérdida de vapor de agua están generalmente más desarrolladas en las plantas que viven en lugares secos. Estos vegetales reciben el nombre de ***xerófilos.*** Muchas plantas propias de lugares pantanosos poseen igualmente estructuras xerofílicas debido a que, por diversas razones, el agua en un pantano no es fácilmente utilizable por la planta. Las estructuras xerofílicas, aun siendo frecuentemente características de determinadas especies, son, por lo menos en parte, resultado de las condiciones externas bajo las cuales se desarrolla una planta. La planta no posee la capacidad para desarrollar tales estructuras, anticipándose a sus necesidades.

Tamaño, distribución y posición de las hojas. Todos estos factores guardan íntima relación con la intensidad de la pérdida de agua por parte de la planta. Las plantas umbrícolas tienen generalmente hojas grandes y delgadas y la intensidad de la transpiración es en ellas elevada, pero esta circunstancia no motiva la marchitez debido a que en los lugares sombríos suele existir un abundante suministro de agua disponible. Si la misma especie vegetal se desarrolla bajo la luz solar directa, las hojas tienen la superficie muy reducida con lo que la cantidad absoluta de agua perdida durante un determinado espacio de tiempo es considerablemente más baja. No obstante, muchas plantas umbrícolas son incapaces de vivir expuestas directamente a la luz solar. Prácticamente todas las plantas que crecen comúnmente en lugares secos (xerófilas) presentan una reducida superficie foliar. En muchos cactos las hojas son simples espinas. Un tipo menos modificado de hojas xerofílicas son las hojas aciculares de los pinos y

Escaneado con CamScanner

abetos. Una reducción semejante de la superficie foliar expuesta se consigue frecuentemente con el enrollamiento o plegamiento de las hojas. Ello se observa con frecuencia en el maíz durante los días cálidos y ventosos o mediante el agrupamiento debido al plegado de los folíolos del trébol en condiciones análogas. Con la adopción de estas posiciones las hojas tienden a disminuir la transpiración. Lo propio se consigue con la orientación de los bordes de las hojas hacia el sol que se observa en las denominadas «plantas brújula».

Estructura de la hoja. La estructura general de la hoja en particular, y también la de otros órganos vegetales, influye sobre la intensidad de la transpiración. El papel desempeñado por la epidermis es particularmente efectivo en la reducción de la transpiración puesto que, gracias a la cutícula, constituye una barrera casi infranqueable para la pérdida de agua. Si se arranca la epidermis aparece rápidamente la marchitez. En las plantas expuestas a condiciones que determinan una transpiración excesiva, se desarrolla frecuentemente una doble capa de células epidérmicas, una o más capas de células hipodérmicas, o bien una cutícula más gruesa, especialmente sobre la superficie superior de la hoja. Las plantas perennes presentan por lo general hojas muy cutinizadas y lo propio ocurre con las plantas árticas y alpinas. Por el contrario, las plantas sumergidas en el agua poseen una epidermis muy delgada, totalmente desprovista de cutícula. Estas plantas se marchitan rápidamente si se exponen al aire. En determinados casos se forman sobre la epidermis revestimientos céreos, resinosos o pilosos que contribuyen, asimismo, a reducir la transpiración. En los troncos, la suberina impermeable desempeña el papel de la cutina en las capas exteriores suberosas de la corteza.

La cantidad de espacios aéreos en la hoja y la compacidad general del mesofilo son también importantes rasgos estructurales. En general, cuanto más floja es la estructura, más fácilmente se pierde el agua por parte de la hoja debido a la existencia de una mayor superficie de transpiración. Las hojas xerofílicas poseen generalmente un mesofilo muy compacto.

Estomas. La importancia de los estomas para la transpiración ha sido ya mencionada con anterioridad. El número, distribución, estructura y condición de los estomas ejercen su acción sobre la intensidad de la pérdida de agua a través de los mismos.

El hecho de que las aberturas estomáticas tengan forma de hendidura y sean relativamente pequeñas y numerosas hace aumentar la intensidad de la difusión a través de las mismas. Esto ha sido demostrado de manera puramente física mediante el empleo de membranas artificiales, perforadas. Cuando los poros son muy pequeños y están suficientemente juntos, se ha observado que la velocidad con que fluye un gas a través de los mismos es inversamente proporcional al radio o al diámetro, pero no al área del poro. Dicho de otro modo, la velocidad de salida del vapor de agua a través de tales poros aumenta al disminuir el diámetro del poro. Por esta razón, es fácil imaginar que

Escaneado con CamScanner

con el tamaño y distribución que los estomas suelen presentar en los vegetales, la intensidad de la pérdida de agua, cuando están abiertos, debería ser casi tan grande como si no existiese en absoluto la epidermis. Se ha comprobado que las pérdidas efectivas son siempre mucho mayores de lo que el área de la epidermis ocupada por los estomas (1 al 3 por 100) permitiría suponer.

Según se indicó ya anteriormente, el número de estomas por unidad de área foliar, varía en las diferentes plantas. Evidentemente, cuanto mayor sea dicho número, tanto más fácilmente podrá escaparse el vapor de agua cuando los estomas se encuentren abiertos. Las hojas que poseen estomas tanto en la superficie superior como en la inferior, perderán el agua con mayor rapidez que aquellas otras en las que están limitados a esta última. Frecuentemente los estomas se hallan situados en pliegues o depresiones de la superficie de las hojas, como ocurre en el pino y en otras plantas (figura 4-22) y, debido a ello, puede determinarse la existencia de una bolsa de aire saturado precisamente por fuera del poro, contribuyendo a restringir la transpiración.

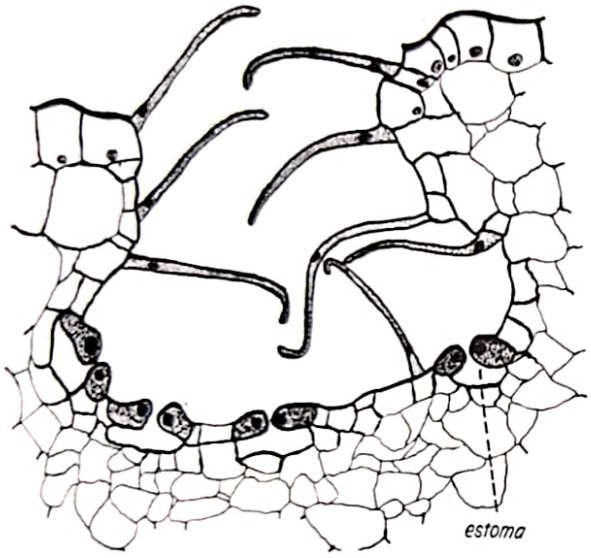


FIG. 4-22. Estomas alojados dentro de una cavidad en una hoja de *Nerium oleander*. *(Dibujado por W. L. Dennis.)*

El estado de los estomas, es decir, si se encuentran abiertos o cerrados es evidentemente de gran importancia. Es principalmente el cierre de los estomas en la oscuridad lo que hace que la intensidad de la transpiración disminuya durante la noche. El cierre de los estomas al iniciarse la marchitez impide asimismo la futura pérdida de agua. Merece destacarse de nuevo que la apertura y el cierre de los estomas están completamente regulados por factores físicos y químicos y que la planta no ejerce ningún control sobre los mismos. De hecho ocurre con frecuencia que en determinados momentos en que la pérdida de agua es más perjudicial para la planta, los estomas están completamente abiertos.

Capacidad de retención del agua por parte de los tejidos que transpiran. Esta capacidad de los tejidos de la hoja y de otros órganos transpiradores es un factor interno de gran importancia entre los que influyen sobre la pérdida de agua. En todos los tejidos vegetales vivos se encuentran coloides hidrófilos, es decir, substancias capaces de absorber y retener el agua gracias a la fuerza de imbibición que poseen. Parte del agua retenida por estos coloides es agua ligada, la cual, a diferencia de la que se encuentra libre en los tejidos, no puede ser fá-

Escaneado con CamScanner

mente desplazada. La cantidad con que tales coloides se forman en la planta tiene mucho que ver con la intensidad y la facilidad de la pérdida de agua por parte de los tejidos y, por consiguiente, con la capacidad de la planta para hacer frente a la sequía. El desarrollo de coloides hidrófilos está determinado en parte por características inherentes a la planta y en parte por condiciones externas. Algunas plantas dejan de formarlos en todas las condiciones por lo que mueren por desecación debido a la transpiración excesiva. Otras plantas los forman si gradualmente van quedando sometidas a condiciones crecientes de sequía, por lo que son resistentes a la desecación.

La selección de las variedades resistentes a la sequía de las plantas cultivadas es muy importante en las regiones semiáridas. El mayor desarrollo de coloides hidrófilos se presenta en muchas plantas desertícolas, como los cactos, siendo este factor lo que les permite sobrevivir en condiciones xerofílicas que serían fatales para las plantas ordinarias.

Una relación semejante existe entre la capacidad de retención del agua por parte de las plantas y su resistencia invernal. El efecto de las heladas es semejante al de la desecación puesto que, en ambos casos, el agua es desplazada de los tejidos en detrimento del vegetal. La presencia de suficiente cantidad de agua ligada es probablemente uno de los factores más importantes entre los varios que permiten sobrevivir durante el invierno, como el trigo, a las plantas que se plantan a finales de otoño, y permiten a otras especies vegetales vivir en las regiones alpinas y árticas.

Edad y madurez de la planta. La intensidad de la transpiración varía al ir madurando la planta. En las plantas cultivadas anuales comienza con débil intensidad en la planta recién salida de la semilla, aumentando gradualmente hasta alcanzar un máximo poco después de la mitad del período de desarrollo, y volviendo a decrecer de nuevo hasta el momento de la cosecha. Probablemente la mitad del total de agua absorbida por una planta durante su período de crecimiento se transpira durante el desarrollo de su área foliar máxima. En el maíz, esto se realiza durante el período de formación de las espigas y de las mazorcas. El maíz pierde la mitad de toda el agua perdida durante la vida de la planta en un período de unas cinco semanas que comprende la época de la formación de las espigas y de las mazorcas. Se ha calculado que durante un período de diez días de máxima transpiración (generalmente en julio) nuestras cosechas anuales pierden cerca de una cuarta parte de agua eliminada en el transcurso de toda la estación. Naturalmente, este es un período muy crítico en la vida de la planta. Si el tiempo permanece seco durante el período de la máxima transpiración, disminuye considerablemente el desarrollo y reduce de manera importante los rendimientos.

Enfermedades y lesiones. Debe mencionarse por último que las enfermedades y lesiones aumentan frecuentemente la intensidad de la transpiración, al exponer a la desecación completa tejidos que normalmente deben quedar pro-

Escaneado con CamScanner

tegidos. Por esta razón, las hojas atacadas por hongos e insectos frecuentemente se marchitan y mueren. En algunas enfermedades, las bacterias y los hongos pueden obstruir los tejidos vasculares impidiendo el suministro de agua a las hojas. En otros casos, determinadas substancias químicas y productos tóxicos pueden ser introducidos por parásitos o bien pueden ocurrir cambios estructurales en los tejidos parasitados que determinen un cambio en la intensidad de transpiración.

Cantidad de transpiración. De los párrafos anteriores se desprende que la cantidad de transpiración varía considerablemente no sólo en diferentes clases de plantas sino también en una misma planta en distintas épocas y sometida a diferentes condiciones. Es, por consiguiente, imposible establecer con precisión qué cantidad de agua perderá una planta, a menos de que determinemos efectivamente la pérdida bajo condiciones controladas. No obstante, podemos obtener una idea general de la cuantía de la pérdida examinando los datos obtenidos por distintos investigadores con diferentes plantas. En el cuadro adjunto se consignan las intensidades de transpiración de los árboles frutales y de otras especies diversas, determinadas por el método del potómetro, empleando únicamente brotes con hojas.

Intensidad de transpiración de árboles y arbustos con frutos comestibles

Nombre vulgar	Género y especie	Variedad	Intensidad de transpiración en centímetros cúbicos por centímetro cuadrado y hora		
			Día	Noche	Promedio de día y noche
Manzano	*Pyrus malus*	Grimes	0,0053	0,0040	0,0047
Peral	*Pyrus communis*	Kieffer	0,0050	0,0010	0,0034
Melocotonero	*Prunus persica*	Elberta	0,0007	0,0007	0,0007
Cerezo	*Prunus cerasus*	Montmorency	0,0028	0,0013	0,0022
Membrillero	*Cydonia oblonga*	Champion	0,0054	0,0029	0,0038
Uva espín	*Ribes grossularia*	Poorman	0,0025	0,0015	0,0018
Grosellero	*Ribes vulgare*	Perfection	0,0070	0,0036	0,0048
Zarzamora	*Rubus nigrobacchus*	Taylor	0,0067	0,0039	0,0049
Frambuesa	*Rubus occidentalis*	Quillen	0,0050	0,0033	0,0039
Pecana	*Carya pecan*	Warrick	0,0011	0,0010	0,0010
Avellano	*Carya maxima*	Daviana	0,0054	0,0037	0,0043
Nogal negro	*Juglans nigra*	Ten Eyck	0,0009	0,0008	0,0008

NOTA. Para las cuatro primeras especies, día = de las 5 h. de la mañana a las 7 h. de la tarde; noche = de 7'15 h. de la tarde a las 5 h. de la mañana. Para las ocho últimas, día = de las 2 h. de la tarde a las 7'30 h. de la tarde; noche = de las 7'30 h. de la tarde a las 6 h. de la mañana. Para las ocho últimas especies, humedad relativa = 45 al 60 % durante el día y 61 al 65 % durante la noche y temperatura de 23'88° C. durante el día y de 20° a 22'77° C. durante la noche. Determinaciones realizadas en el mes de julio de 1927 con tiempo «claro». Datos de Victor W. Kelley, *Univ. Ill. Agr. Expt. Sta Bull. 341, 1930.*

Las cifras que figuran en el cuadro parecen pequeñas porque la cantidad de agua perdida está calculada para cada centímetro cuadrado de superficie foliar.

Escaneado con CamScanner

Únicamente cuando se expresa el agua perdida por planta o hectárea de plantas cultivadas resulta evidente la elevada cantidad que se pierde. Así si suponemos que un manzano maduro posee 100 000 hojas, y que cada hoja tiene una superficie de unos 32,5 centímetros cuadrados, y que existen 40 árboles por acre (un acre = 0,405 hectáreas), el promedio de 0,0047 cc. por centímetro cuadrado de superficie foliar y hora, que figura en el cuadro para la variedad «Grimes», alcanza a unos 15 300 cc., o sea de 15,3 litros por árbol y hora, 367,2 litros por árbol y día, 11 016 litros por árbol y mes, 440 640 litros por acre y mes, lo que equivale a 178,2 Tm. por hectárea y mes. Debe tenerse bien presente, sin embargo, que estos cálculos son aproximados, puesto que las intensidades fueron determinadas para brotes con hojas arrancadas del árbol. De todos modos la pérdida es muy elevada. Para otras plantas se han calculado asimismo pérdidas muy elevadas. Así, se ha comprobado que las gramíneas pierden diariamente durante el verano unos 6000 l. de agua por acre. Una sola planta de girasol o de maíz se ha comprobado que pierde unos 200 l. de agua durante todo el período vegetativo.

En ocasiones se establece una comparación entre la cantidad total de agua transpirada y el peso seco total de la planta. El valor obtenido al dividir el peso de agua transpirada por el peso seco producido se denomina ***exigencia de agua*** de la planta. Dicho de otro modo, es el peso de agua empleado para producir una unidad de peso de materia seca. Este valor varía mucho según las diferentes plantas y en la misma planta en condiciones diferentes, pero generalmente es de 200 a 500 para la mayoría de las plantas cultivadas en las regiones húmedas. La tabla adjunta da algunos de los valores calculados para diferentes plantas.

Exigencia de agua de las plantas

(En unidades de agua transpirada por cada unidad de materia seca producida.)

Mijo	310	Calabaza	834
Maíz	368	Algodonero	646
Trigo	513	Alfalfa	831
Avena	557	Trébol rojo	453
Patatas	636	Anserina	287
Cohombros	713	Ambrosía	948

La transpiración ¿es útil o perjudicial para la planta? La enorme pérdida de agua a consecuencia de la transpiración ha conducido a muchos fisiólogos botánicos a dudar de si este proceso es beneficioso para el vegetal. Ciertamente, muchas plantas perecen como consecuencia de la pérdida excesiva de agua, debido a la transpiración durante períodos cálidos y secos. Es verdad que la transpiración ejerce un ligero efecto refrescante, pero la experimentación ha demostrado que dicho enfriamiento es insignificante para impedir el daño

Escaneado con CamScanner

FIG. 4-23. Gutación en las hojas de una planta de fresa. *(Fotografía de R. S. Beese.)*

debido a la excesiva radiación. La transpiración durante los días cálidos y soleados produce un ascenso más rápido de la savia por el xilema. Puesto que se trata de un movimiento en masa, acarrea substancias inorgánicas en disolución, lo que puede facilitar el transporte de dichas substancias a determinadas partes de la planta, y especialmente a las hojas, donde son utilizadas para la síntesis de substancia orgánica. Esto permite dar explicación al hecho de que las hojas contengan generalmente concentraciones más elevadas que las demás partes de la planta. Aun cuando la transpiración contribuye a facilitar el ascenso de la savia por el xilema, los procesos del crecimiento y de las fotosíntesis, así como también otros procesos fisiológicos que implican un consumo de agua, determinarían ya probablemente por sí solos el transporte de agua necesario para satisfacer las necesidades que de estas substancias tiene la planta.

Resumiendo, puede concluirse que en ocasiones la transpiración es sin duda perjudicial para los vegetales. Es también probable que pueda ser de alguna utilidad para ellos. Mientras los estomas de las hojas permanecen abiertos durante el intercambio de gases en la fotosíntesis, la pérdida de vapor de agua desde las células húmedas expuestas al aire del mesofilo se realiza necesariamente. La intensidad con que esto ocurre y las condiciones que de ello se derivan en la planta influyen ciertamente en el crecimiento y desarrollo de la misma, independientemente de la interpretación que se atribuya al proceso.

Gutación. La transpiración consiste en la eliminación de agua en estado de vapor. Pero el agua es exudada también a veces en forma líquida por plantas que no han sido previamente lesionadas. Este proceso recibe el nombre de gutación. La gutación se realiza bajo condiciones atmosféricas que normalmente impiden la transpiración. Es particularmente intensa durante las noches húmedas y frías que siguen a días calurosos. El agua forma generalmente gotas a lo largo de los bordes o puntas de las hojas (fig. 4-23), confundiéndose frecuentemente por ello con el rocío. Generalmente el agua de gutación se exuda a través de estructuras especiales que se encuentran en las hojas, denominadas ***hidátodos***. Los hidátodos pueden ser simples excrecencias epidérmicas formadas por una o cuanto más por unas pocas células o bien pueden ser estructuras complejas plu-

Escaneado con CamScanner

ricelulares en conexión con el sistema vascular de la hoja, terminadas en un llamado «poro de agua» parecido a un estoma fijo. La gutación se da también en los hongos y en otros vegetales inferiores.

La cantidad de agua expulsada por las plantas mediante este proceso varía mucho en las distintas especies y bajo diferentes condiciones. En algunas especies de *Colocasia* se ha observado la formación de más de un centenar de gotas por minuto. Sin embargo, la intensidad del fenómeno es mucho menor en la mayoría de las plantas. El agua exudada contiene pequeñas cantidades de sales orgánicas e inorgánicas.

HOJAS ESPECIALIZADAS

Algunas hojas o partes de éstas están tan altamente especializadas y tan intensamente modificadas en su aspecto que en un examen superficial no se advierte su condición de tales. Puesto que el mejor criterio para la identificación de una hoja como tal es atender a su origen morfológico, las hojas adultas modificadas pueden reconocerse por la posición que ocupan en los nudos del tallo, por la presencia de yemas axilares, o por la de partes foliares reconocibles como son las estípulas.

Órganos de almacenamiento. En determinadas monocotiledóneas perennes como el lirio y la cebolla, los alimentos fabricados durante un período vegetativo quedan almacenados en la base de las hojas para su empleo durante la estación próxima. Las capas concéntricas del bulbo de la cebolla son las bases foliares envainadoras extraordinariamente hinchadas de las largas hojas verdes y cilíndricas, que parten de un tallo muy reducido. La porción verde de la hoja realiza la fotosíntesis, y parte de los alimentos así fabricados quedan almacenados en la base de la misma que persiste como órgano de almacenamiento después de la muerte de la porción verde. Estas bases foliares envainadoras carnosas, junto con el tallo axilar reducido al que están unidas, constituyen el bulbo de la cebolla.

Las hojas de las semillas, o cotiledones, de muchas plantas como el guisante y la habichuela sirven también de órganos de almacenamiento, y serán descritos más detalladamente en los apartados dedicados a las semillas y plántulas.

Algunas hojas verdes muy gruesas, como las de *Haworthia* y ciertas especies de *Sedum*, poseen regiones destinadas al almacenamiento de agua formadas por células parenquimatosas relativamente grandes con grandes vacuolas centrales que contienen coloides hidrófilos.

Escamas de las yemas. En muchas de nuestras plantas perennes leñosas se encuentran hojas o partes de hojas en forma de escama en las yemas, protegiendo al brote en estado de desarrollo en ellas contenido (figs. 8-2: 8-4, *B*). Las escamas de las yemas son formaciones pequeñas, gruesas y suberosas, frecuen-

Escaneado con CamScanner

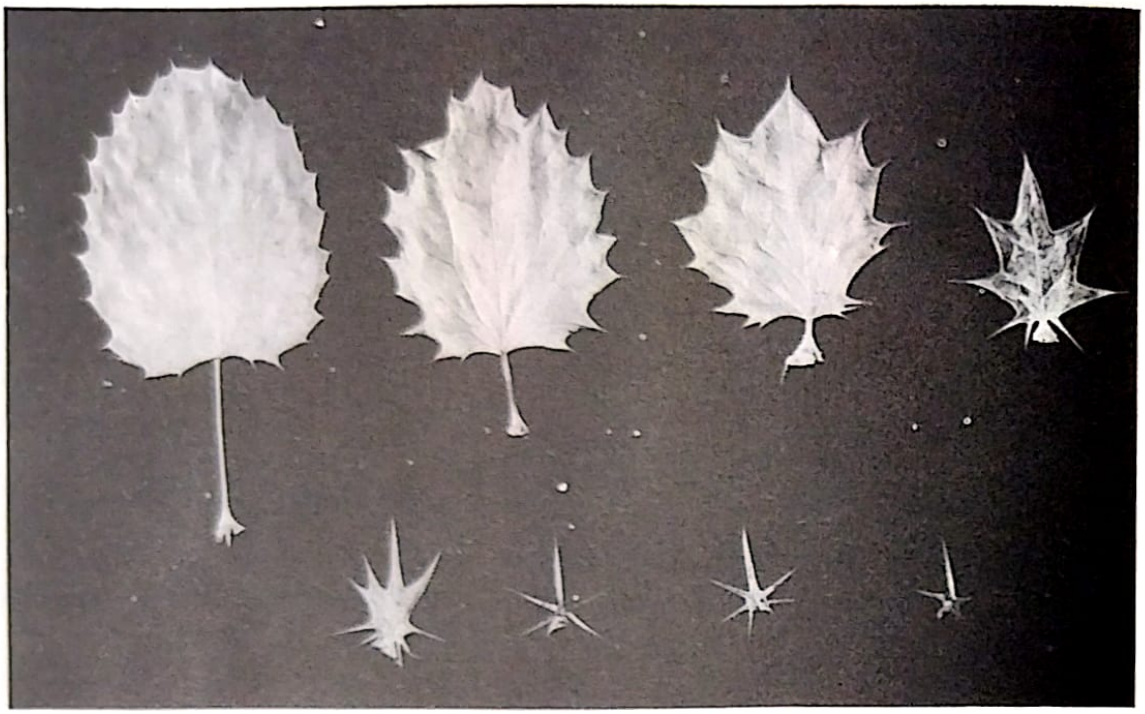


FIG. 4-24. Hojas del agracejo común *(Berberis vulgare)*, todas ellas procedentes de la misma planta, mostrando diversos grados de especialización. Algunas son hojas corrientes con bordes espinosos; otras están transformadas en espinas.

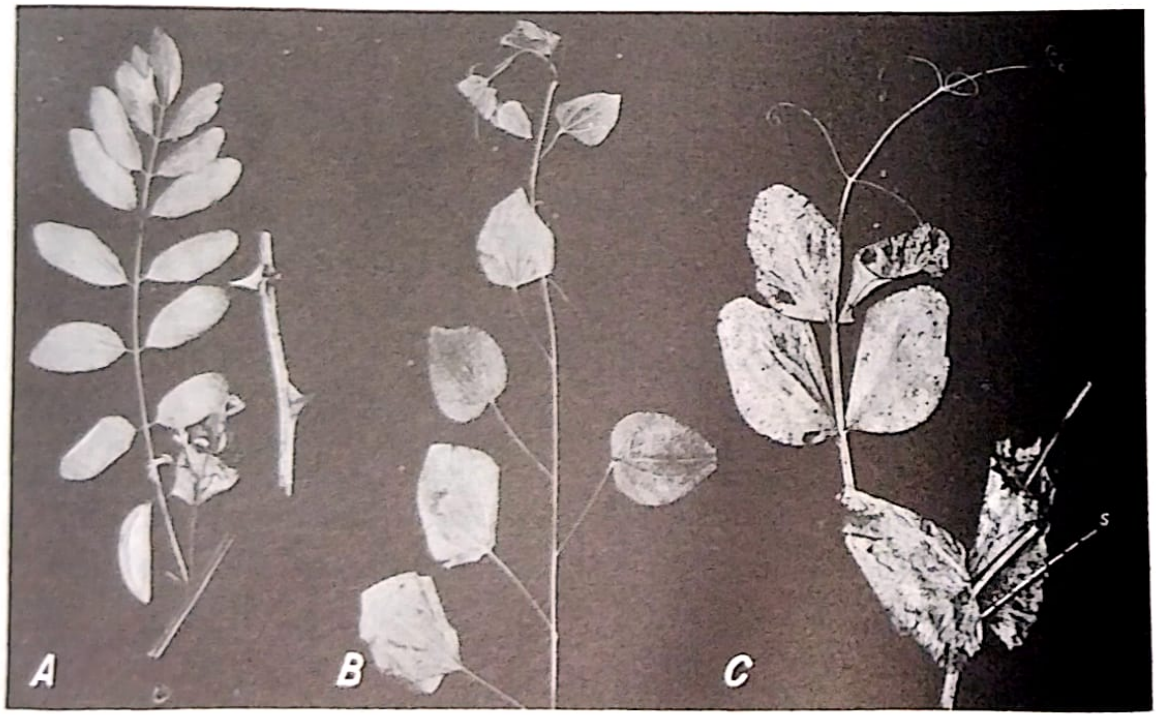


FIG. 4-25. Hojas de forma frecuente. *A*, hoja pinada compuesta de la locusta negra cuyas estípulas son espinas agudas, fuertes y persistentes; *B*, ramita de *Smilax* con hojas cuyas estípulas son zarcillos; *C*, hoja de guisante *(Pisum sativum)* con grandes estípulas, *s*, que intervienen intensamente en la actividad fotosintética de la hoja; los zarcillos son folíolos.

Escaneado con CamScanner

temente resinosas y a veces peludas. Son generalmente limbos foliares modificados, pero en algunos casos están constituidas por pecíolos y en otros por estípulas.

Espinas o púas. En el agracejo común algunas de las hojas están convertidas en púas o espinas. Su naturaleza foliar se reconoce por su posición en el tallo y por la presencia de yemas axilares. Además, en casi todas las ramas con hojas pueden observarse todas las gradaciones desde hojas ordinarias con dientes erizados a lo largo de los márgenes, hasta espinas verdaderas (fig. 4-24), lo cual constituye una nueva demostración de que las espinas son realmente hojas. En algunos cactos, todas las hojas son espinas y la función de la fotosíntesis corre a cargo exclusivamente del tallo. En otras plantas como la locusta negra (fig. 4-25, *A*), las espinas están formadas únicamente por las estípulas de las hojas. No todas las espinas son hojas. Las del rosal son simples excrecencias epidérmicas y las de la locusta de miel son tallos.

FIG. 4-26. Hoja de *Bryophyllum*, con nuevos brotes desarrollados a partir de yemas adventicias en las escotaduras del borde. *(Dibujado por Florence Brown.)*

Zarcillos. Los zarcillos son formaciones alargadas y delgadas, filiformes, que o bien se enrollan alrededor de diferentes soportes o bien están provistas de pequeños discos mediante los cuales se adhieren a los soportes. Muchos zarcillos son tallos transformados, pero en algunos casos son hojas o partes de éstas. Así por ejemplo, los folíolos terminales del guisante (fig. 4-25, *C*) son zarcillos, mientras que los inferiores son folíolos típicos. En cierta arveja europea faltan todos los folíolos y el final del pecíolo se transforma en zarcillo. Las estípulas de esta planta se ensanchan y adquieren aspecto de limbos foliares. Por el contrario, en algunas especies de *Smilax*, las estípulas son zarcillos (fig. 4-25, *B*) mientras que las restantes partes de la hoja permanecen inalteradas.

Órganos reproductores vegetativos. Las hojas de *Bryophyllum* (figura 4-26), si se arrancan de la planta y se colocan sobre un suelo húmedo, son capaces de formar yemas en las muescas del borde de las mismas. Estas yemas se desarrollan formando nuevas plantas.

Ciertas hojas del helecho andarín *(Camptosorus rhizophyllus)* enraízan por

Escaneado con CamScanner

las puntas y forman nuevas plantas. Estas hojas realizan por consiguiente el papel de propágulos vegetativos.

Trampas para insectos. Para terminar, dedicaremos un breve comentario sobre un grupo de plantas altamente especializadas en lo que se refiere a la obtención de una parte de su alimento. Estas plantas han sido denominadas ***plantas insectívoras*** puesto que son capaces de atrapar insectos mediante diferentes procedimientos. Generalmente los insectos son cazados mediante una formación especial que consiste generalmente en una hoja o parte de la misma modificada. Mediante enzimas segregados por la estructura foliar especializada, el cuerpo de los insectos es digerido y los productos resultantes de la digestión son absorbidos por la planta.

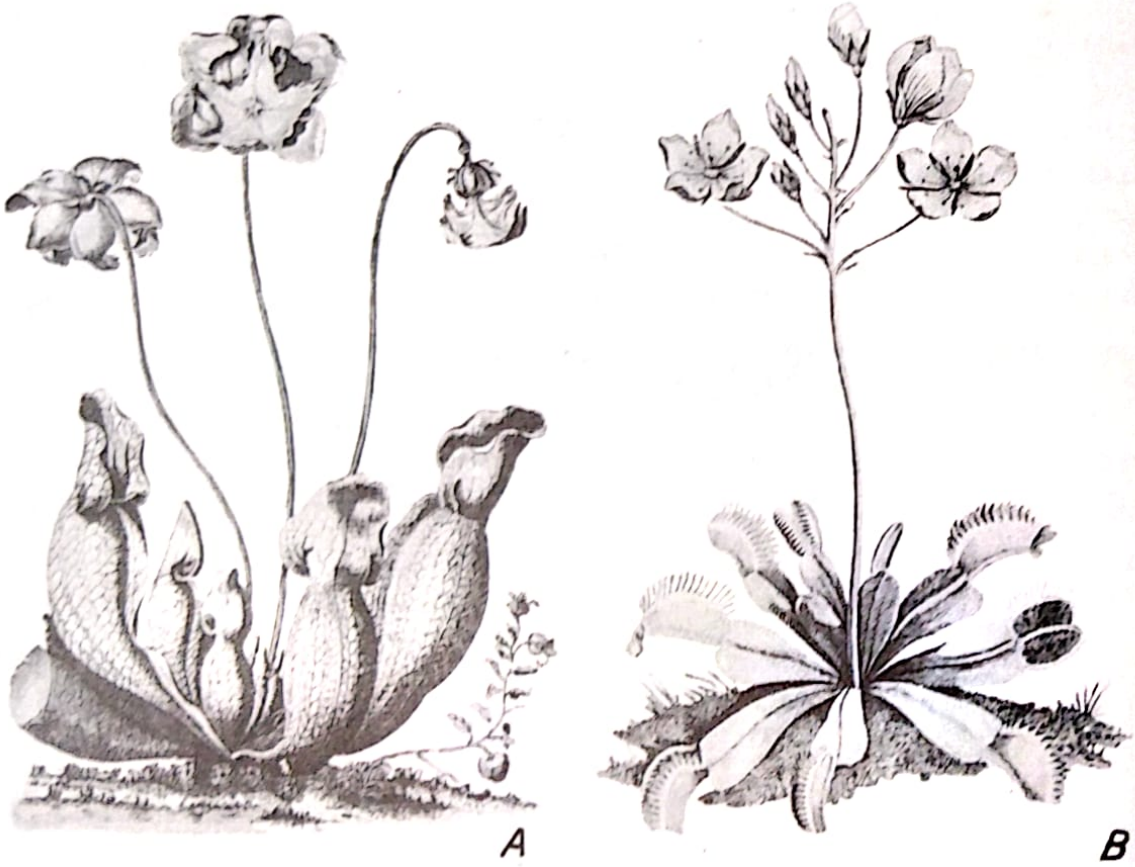


FIG. 4-27. *A*, planta jarro *(Sarracenia purpurea)*, planta insectívora propia de las turberas. Las hojas constituyen receptáculos huecos, o «jarros» generalmente llenos en parte con agua a la que caen los insectos ahogándose. *B*, atrapamoscas de Venus *(Dionaea muscipula)*, planta insectívora frecuente en las turberas meridionales. *(Ambas ilustraciones fueron tomadas del libro Elements of Botany, por Benjamin Smith Barton, uno de los primeros botánicos de los Estados Unidos, médico, y profesor de materia médica, de historia natural y de botánica en la Universidad de Pensilvania. Este libro, publicado por primera vez en el año 1803, fue uno de los primeros, si no el primero, de los libros de texto de botánica general publicados en los Estados Unidos. Las ilustraciones que en él figuran fueron casi todas tomadas de dibujos de William Bartram, hijo de John Bartram, uno de los botánicos más eminentes de América durante los tiempos de la Revolución.)*

Escaneado con CamScanner

Las denominadas «plantas jarros» *(Sarracenia)* (figura 4-27, *A*) que se encuentra frecuentemente en las turberas pertenecen a este grupo. Estas plantas están provistas de unas hojas en forma de copa o de jarro que contienen agua. Los insectos penetran en el interior de las mismas encontrándose imposibilitados para salir de nuevo al exterior debido a sus espinas dirigidas hacia dentro y de otros dispositivos. Los insectos se ahogan y se desintegran paulatinamente siendo absorbidas por los tejidos de la planta las substancias del cuerpo.

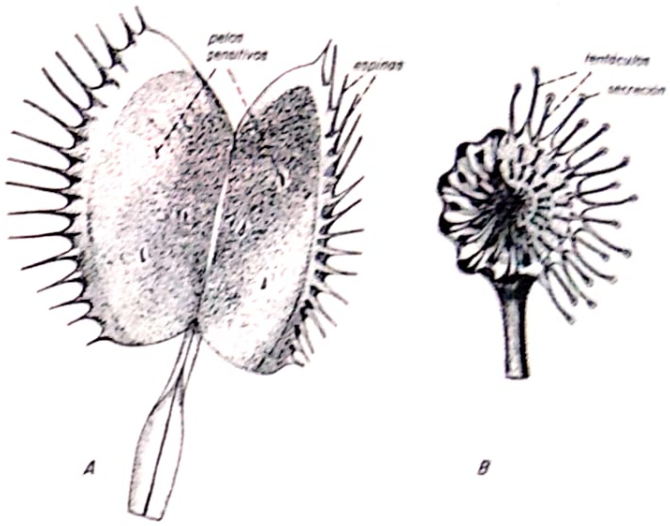


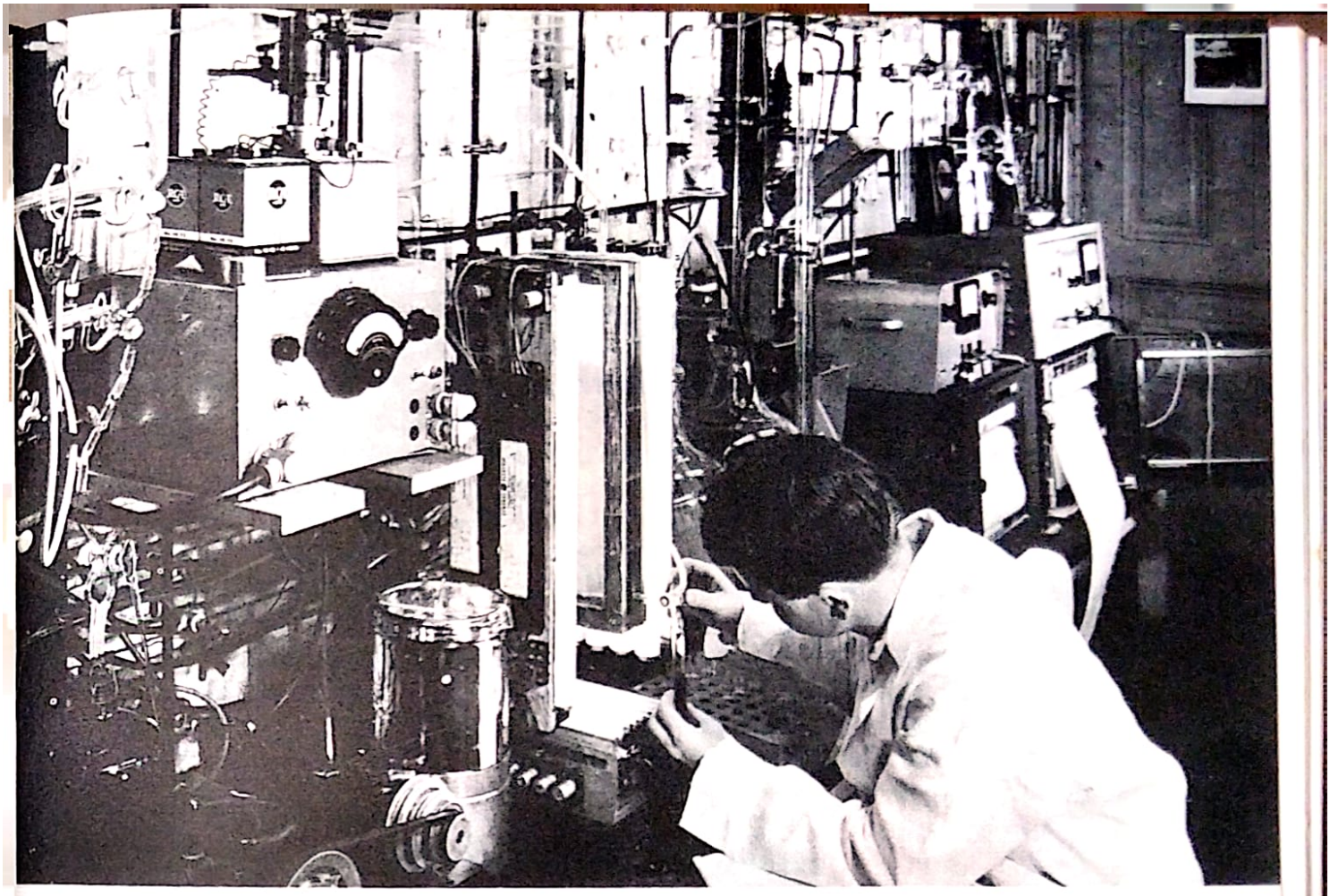
FIG. 4-28. *A*, hoja del atrapamoscas de Venus *(Dionaea muscipula)* aumentada, en la que se observan los pelos sensitivos y espinas marginales; *B*, hoja del rosoli *(Drosera rotundifolia)* aumentada mostrando los tentáculos que segregan un líquido pegajoso por sus extremos. Los tentáculos del lado izquierdo del limbo están estrechamente aplicados sobre un pequeño insecto. *(Dibujos de Florence Brown.)*

El rosoli común *(Drosera)* (fig. 4-28, *B*) y el atrapamoscas de Venus *(Dionaea muscipula)* (figs. 4-27, *B*; 4-28, *A*) poseen dispositivos atrapadores especiales. La hoja más o menos circular del rosoli está recubierta de largos pelos glandulares o «tentáculos» cuyos extremos segregan una substancia pegajosa que retiene a los insectos pequeños que se posan sobre la misma. Entonces todos los tentáculos se inclinan hacia el centro de la hoja y sujetan firmemente al insecto. Los bordes extremos de las hojas del atrapamoscas de Venus recuerdan una trampa de resorte. A lo largo del margen exterior de cada una de las mitades del limbo foliar existe una hilera de dientes fuertes, y en el centro de cada mitad, sobre la superficie superior, se encuentran tres pelos sensitivos. Cuando un insecto se posa sobre la hoja y toca uno de los pelos sensitivos, las dos mitades del limbo entran en contacto plegándose a lo largo de la vena media, sujetando firmemente al insecto. En ambas plantas la digestión de los tejidos del insecto y la absorción de las substancias digeridas por parte de la hoja se realizan de modo análogo al de las plantas jarro.

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tfno. 256. Magdalena

Escaneado con CamScanner

Escaneado con CamScanner



Aparato empleado para el estudio de la fotosíntesis. *(Fotografía cortesía del doctor A. A. Benson, The Pennsylvania State University, from the Radiation Laboratory, University of California, Berkeley, Cal.)*

5. Metabolismo; fase anabólica; síntesis de alimentos

En todos los seres vivos se realizan incesantemente una gran cantidad de reacciones químicas y procesos que determinan importantes cambios internos. La substancia viva va siendo constantemente destruida y reconstruida de nuevo; se mantienen las actividades generales del protoplasma; los productos de desecho van siendo eliminados, y constantemente se gasta gran cantidad de energía. El conjunto de todos estos cambios y procesos recibe el nombre de ***metabolismo.*** Puesto que el último asiento de esta actividad es la célula, podemos definir al metabolismo como la suma de procesos que intervienen en la construcción y en la destrucción del protoplasma. Esta capacidad para realizar las actividades metabólicas constituye uno de los rasgos fundamentales que permiten la distinción del protoplasma vivo de todas las substancias no vivas.

Escaneado con CamScanner

ALIMENTOS VEGETALES

Generalidades. Es evidente que si un organismo tiene que formar nuevas células o consumir energía para el mantenimiento de su vida, debe ser abastecido con materiales de trabajo. Estos materiales se obtienen en forma de alimentos. Los alimentos son substancias que pueden ser empleadas por un organismo como fuentes de energía o bien directamente en la construcción del protoplasma. Es importante que el estudiante sepa que el alimento de las plantas superiores es exactamente el mismo que el de los animales, estando constituido en ambos casos por substancias orgánicas. Las sales minerales, estrictamente inorgánicas, que los vegetales toman del suelo y que son incorporadas a éste en forma de abonos, reciben a veces incorrectamente el nombre de alimentos. Estas substancias, aunque de gran importancia para la vida de la planta, no se emplean como fuentes de energía ni en la formación de los tejidos, por lo que de ningún modo puede asignárseles el nombre de alimentos. Los verdaderos alimentos de los vegetales, igual que los de los animales, pueden dividirse en tres grupos de compuestos, a saber: ***hidratos de carbono, grasas y proteínas.*** En lo que a los alimentos se refiere, las plantas con clorofila difieren de los animales en que son capaces de fabricar sus propios alimentos en el interior de sus tejidos, mientras que los animales obtienen el alimento directamente de las plantas o de otros animales que a su vez se alimentan de aquéllas. Para comprender adecuadamente cómo dichas substancias son elaboradas y utilizadas por la planta es esencial tener un conocimiento previo de algunas de las características de los principales alimentos vegetales.

Hidratos de carbono. Son compuestos formados por carbono, hidrógeno, y oxígeno, entrando generalmente estas dos últimas substancias en la misma proporción en que se encuentran en el agua. La mayor parte de los hidratos de carbono que se encuentran comúnmente en las plantas contienen 6 átomos de carbono, o múltiplos de 6, e igual número de átomos de oxígeno menos 1, para cada grupo de 6 átomos de carbono, después del primero. Los que únicamente contienen 6 carbonos se denominan ***hexosas*** y su fórmula general es $C_6H_{12}O_6$. Menos frecuentes en las plantas y procedentes generalmente de la fragmentación de compuestos mucho más complejos, son las ***pentosas,*** hidratos de carbono formados por 5 átomos de carbono y cuya fórmula general es $C_5H_{10}O_5$. Las dos pentosas más comunes en los vegetales son la *arabinosa,* obtenida de la goma del cerezo y del melocotonero, y la *xilosa,* obtenida de otras gomas de madera y de granos, frutos y pajas.

Los hidratos de carbono que contienen 5 ó 6 átomos de carbono o un número menor reciben el nombre de ***monosacáridos.*** Cuando la molécula está formada por dos moléculas de monosacárido, el hidrato de carbono se denomina

Escaneado con CamScanner

disacárido; si está formada por tres moléculas de monosacárido, ***trisacárido,*** y cuando consta de más de tres moléculas de monosacárido, recibe el nombre de ***polisacárido.*** Los monosacáridos y disacáridos son fácilmente solubles en agua, poseen sabor dulce y se les denomina ***azúcares,*** mientras que los polisacáridos son generalmente insolubles en el agua, insípidos, y comprenden substancias como el *almidón*, el *glicógeno*, la *inulina*, *la celulosa* y las *hemicelulosas*. Los trisacáridos son menos frecuentes en las plantas que otros tipos de hidratos de carbono. El trisacárido *rafinosa* $C_{18}H_{32}O_{16}$, se encuentra en las semillas del algodón, raíces de la remolacha y en otros vegetales.

De todos los monosacáridos presentes en los vegetales, los más frecuentes son la *glucosa (dextrosa)* y la *fructosa* (azúcar de frutas). La glucosa, $C_6H_{12}O_6$, se encuentra probablemente en todas las células vegetales vivas. Es sintetizada directamente por la planta y es la forma de hidrato de carbono de transporte más frecuente. Muchos de los restantes hidratos de carbono y grasas son convertidos probablemente en glucosa antes de ser transportados de una parte a otra del vegetal o antes de ser desintegrados en la respiración o convertidos en protoplasma. La glucosa y la fructosa constituyen probablemente las substancias más comúnmente empleadas en la respiración, así como también los materiales básicos a partir de los cuales se elaboran muchas de las substancias químicas más complejas de los vegetales. La fructosa, $C_6H_{12}O_6$, tiene la misma fórmula empírica que la glucosa pero difiere de ella estructural y químicamente. Se encuentra a menudo junto con la glucosa y es particularmente abundante en los frutos maduros. La planta la utiliza de la misma manera que la glucosa.

La *sacarosa*, o azúcar de caña, $C_{12}H_{22}O_{11}$, es el disacárido más difundido entre los vegetales. Se encuentra principalmente en los frutos dulces, en tallos, semillas, raíces, bulbos, y en la savia de muchos árboles como el arce. El azúcar de mesa corriente es el producto comercial que se obtiene casi exclusivamente del azúcar de caña y de las remolachas azucareras. En la planta constituye siempre una forma de almacenamiento de hidratos de carbono. Es fácilmente soluble en agua y al hidrolizarse (es decir, al desintegrarse por la adición química de agua como ocurre en la digestión) da una molécula de glucosa y otra de fructosa por cada molécula de sacarosa hidrolizada.

Otros disacáridos menos frecuentes en los vegetales son la *maltosa*, que se obtiene principalmente mediante la digestión del almidón pero que también se encuentra natural en hojas, rizomas y raíces de algunas plantas, la *celobiosa*, que resulta de la hidrólisis de la celulosa, y la *trehalosa*, ampliamente difundida entre los hongos. Todos estos disacáridos, aunque estructuralmente diferentes, proporcionan dos moléculas de glucosa al hidrolizarse. La fórmula general $C_{12}H_{22}O_{11}$ es común a todos ellos.

El polisacárido *almidón*, $(C_6H_{10}O_5)_n$, es la forma de almacenamiento más común de hidratos de carbono por parte de los vegetales. Puede encontrarse en cualquier parte de la planta, pero es más abundante en los órganos de reserva

Escaneado con CamScanner

como son las raíces, tubérculos y semillas. En los granos de los cereales puede constituir del 50 al 70 por ciento del peso seco, y en los tubérculos de la patata del 15 al 30 por ciento del mismo. Se presenta siempre bajo la forma de pequeños granos blancos, los llamados granos de almidón. En los tejidos de reserva de la planta, la formación de estos granos se inicia a partir de pequeños leucoplastos, que van aumentando de tamaño a medida que se va acumulando en ellos el almidón. Los granos completamente formados presentan el núcleo original, denominado hilo, rodeado por anillos o estrías de diferente densidad que indican donde han ido depositándose las capas adicionales de almidón. En la hoja, el almidón se deposita en los cloroplastos. Los granos de almidón poseen formas y características diferentes según las distintas especies de plantas en que se encuentran (fig. 12-2).

El almidón se forma en la planta a partir de la glucosa, único producto que libera al hidrolizarse por completo. Cuando se le calienta en agua forma una pasta translúcida. Adquiere un color azul característico con una solución de yodo. Como es insoluble en agua, debe convertirse de nuevo en azúcar cada vez que tiene que ser sacado fuera de la célula o empleado por la planta para cualquier fin. Algunas plantas, particularmente muchas monocotiledóneas, no fabrican almidón, sino que almacenan sus hidratos de carbono en forma de azúcar.

Glicógeno $(C_6H_{10}O_5)_n$, denominado también almidón animal, se parece al almidón por muchas de sus propiedades. Igual que el almidón, da sólo glucosa al hidrolizarse. A diferencia de él adquiere color rojo con una disolución de yodo. Se encuentra ampliamente difundido en el reino animal pero tiene una distribución muy restringida en los vegetales, encontrándose principalmente en los hongos y especialmente en las levaduras. También se le encuentra en algunas algas.

Inulina $(C_6H_{10}O_5)_n$, difiere del almidón y del glicógeno en que sólo da fructosa al hidrolizarse. Se encuentra en muchas clases de plantas pero es especialmente abundante en los tubérculos de dalia y alcachofa y en otras compuestas, constituyendo el alimento de reserva común en ellas.

Celulosa $(C_6H_{10}O_5)_n$, es otro polisacárido de gran importancia, que a menudo constituye cerca de la mitad de toda la materia seca de ciertas partes de los vegetales. El algodón está formado frecuentemente por más del 90 por ciento de celulosa. Es la principal materia que interviene en la formación del aparato de sostén de los vegetales y se encuentra en las membranas de todas las células vegetales, a las que proporciona una rigidez de la que carecen las células animales. La celulosa tiene la misma fórmula general que el almidón pero es mucho más compleja. Es probablemente el más insoluble de todos los hidratos de carbono. No es únicamente insoluble en la planta sino que, además, es más o menos indigerible y, por consiguiente, exceptuando el caso de ciertas bacterias y hongos, raras veces se utiliza como alimento. Está constituida probablemente

Escaneado con CamScanner

por glucosa, única substancia que se obtiene al hidrolizarla. Frecuentemente se encuentra a la celulosa combinada con otras substancias y especialmente con la lignina, con la que forma la *lignocelulosa*, substancia que presta solidez a las células del leño.

Las *hemicelulosas* constituyen un grupo de substancias de composición variable, semejantes a la verdadera celulosa en sus propiedades físicas, pero diferentes a ella en las químicas. Insolubles en agua, son en cambio fácilmente solubles en los álcalis. Igual que la celulosa se encuentran con frecuencia en las membranas celulares, prestando a las mismas solidez y resistencia. A diferencia de la celulosa, son digeridas en ocasiones en el vegetal mediante enzimas apropiados, por lo que hasta cierto punto desempeñan el papel de alimentos de reserva. Al hidrolizarse originan uno o más monosacáridos, que pueden ser hexosas o pentosas. Las hemicelulosas se encuentran en muchas semillas, especialmente en las de los miembros de las familias de las palmeras y de los lirios, en la madera y en las hojas de muchos árboles y en algunos hongos. Existen diferentes clases de hemicelulosas, cuya distribución varía considerablemente en el reino vegetal.

El marfil vegetal que se obtiene de las semillas de una palmera y que se utiliza para la fabricación de botones, puños de paraguas y otros artículos, debe sus propiedades en gran parte a las hemicelulosas de que está formado.

Además de los hidratos de carbono mencionados, se encuentran en los vegetales muchas otras substancias que se clasifican junto con los hidratos de carbono o que proporcionan tales substancias al hidrolizarse. Entre ellas se encuentran frecuentemente las *gomas*, *mucílagos*, *pectinas* y *glicósidos*. Como quiera que estos compuestos no tienen gran importancia como alimentos para los vegetales, nos limitamos simplemente a mencionarlos.

Grasas y aceites. Igual que los hidratos de carbono, las grasas y los aceites están formados por carbono, hidrógeno y oxígeno, pero estos elementos nunca se presentan en las mismas proporciones relativas con que se encuentran en los hidratos de carbono. Existe siempre en las grasas menos oxígeno y relativamente más carbono e hidrógeno. Las propiedades químicas son también distintas. Las grasas que son líquidas a temperatura ordinaria se denominan «aceites». En los vegetales las grasas se encuentran comúnmente en forma de aceites. Pueden distinguirse dos clases de aceites, a saber, *aceites fijos* y *aceites volátiles*. Los primeros no tienen ningún olor ni sabor determinados y son los únicos considerados como alimentos. Los aceites volátiles, como su nombre indica, se volatilizan cuando se exponen al aire y poseen olores muy característicos. Ejemplos comunes de aceites volátiles son el aceite de pirola, el de limón, el de mostaza, el de trementina y el aceite de menta. Los aceites volátiles tienen una composición variable diferente de la de los aceites fijos. Como los aceites volátiles nunca se emplean probablemente como alimento por parte de los vegetales, no vamos a considerarlos aquí.

Escaneado con CamScanner

Los aceites fijos y las grasas presentan propiedades muy características. Dejan siempre manchas de grasa permanentes o marcas translúcidas en el papel. Son insolubles en agua pero se disuelven fácilmente en éter y en cloroformo. Son más ligeros que el agua, oscilando su peso específico desde 0,875 hasta 0,970. Cuando se tratan con hidróxido sódico, NaOH, o potásico, KOH, se saponifican, es decir, forman glicerina y jabón, que es una sal sódica o potásica de un ácido graso. Todas ellas están constituidas por glicerina, $CH_2OH—CHOH—CH_2OH$, y ácidos grasos. Éstos son ácidos orgánicos cuya fórmula general es $C_rH_n—COOH$. Dos de los ácidos grasos más comunes en los aceites vegetales son el palmítico, $C_{15}H_{31}—COOH$, y el oleico, $C_{17}H_{33}—COOH$. La manera como estos ácidos grasos se unen con la glicerina para dar las grasas se examinará al tratar de la síntesis de estas substancias.

Las grasas y los aceites se encuentran en mayores cantidades en los órganos de reserva de los vegetales y especialmente en las semillas, pero son también componentes necesarios de todas las células vivas. Constituyen alimentos de reserva más eficientes que los hidratos de carbono, ya que una cantidad dada de grasa proporciona 2,25 veces más energía que la misma cantidad de un hidrato de carbono. Ello es debido a su contenido en carbono relativamente más elevado y al contenido relativamente más bajo de oxígeno. Por la misma razón requieren un volumen de oxígeno relativamente mayor para su completa oxidación que los hidratos de carbono. Dentro del vegetal se convierten fácilmente en hidratos de carbono y se utilizan principalmente como fuentes de energía para la respiración.

Las proteínas. Las proteínas figuran entre las substancias orgánicas más complejas e importantes. Además de constituir alimentos, son parte integrante del protoplasma, hallándose presentes en todas las células vivas. El núcleo celular está constituido principalmente por proteínas. Las proteínas se encuentran siempre en abundancia allí donde tiene lugar la división celular activa y el crecimiento. Cuando se almacenan como alimentos de reserva en órganos como las semillas, sirven principalmente como materiales para la construcción de tejidos o protoplasma. Además de carbono, hidrógeno y oxígeno, todas contienen nitrógeno, por lo que constituyen alimentos nitrogenados. Muchas de ellas contienen, además, azufre y fósforo. Las moléculas proteínicas son siempre muy grandes, como se ve en los siguientes ejemplos: *gliadina* (proteína que se encuentra en el trigo), $C_{685}H_{1068}N_{176}O_{211}S_3$; *zeína* (del maíz), $C_{736}H_{1161}N_{184}O_{208}S_3$; y *caseína* (de la leche), $C_{708}H_{1130}N_{180}O_{224}S_4P_4$.

En los vegetales se encuentran muchas clases de proteínas con propiedades muy diversas, pero todas ellas están constituidas por cadenas de compuestos más simples que reciben el nombre de *aminoácidos*. Por tanto, la digestión completa de una proteína da siempre lugar a aminoácidos. Los aminoácidos son ácidos orgánicos que contienen uno o más grupos NH_2 básicos, generalmente con una posición muy definida en la molécula. La fórmula general de los amino-

Escaneado con CamScanner

ácidos es R—$CHNH_2$—COOH. Ejemplos de los que componen las proteínas vegetales son la *glicina*, H—$CHNH_2$—COOH, y la *alanina*, CH_3—$CHNH_2$—COOH. Se han aislado más de 25 aminoácidos diferentes, todos los cuales contienen el grupo básico NH_2 y el grupo ácido COOH. Los aminoácidos pueden reaccionar entre sí, combinándose el grupo NH_2 de uno con el grupo COOH del otro, con pérdida de agua, para formar lo que se llama el ***enlace peptídico*** (—CONH—). Las proteínas son fundamentalmente largas cadenas de aminoácidos combinados de esta manera, aunque entren a menudo otras substancias a formar parte de su composición.

Las proteínas pueden reconocerse en los vegetales mediante diversas reacciones coloreadas, entre las que se conocen la *prueba del biuret* y la *reacción del ácido xantoproteico*. En la prueba del biuret se añade una solución de sulfato de cobre a otra alcalina del material que se ensaya. Cuando en éste se encuentran proteínas, adquiere un color violeta azulado. En la reacción con el ácido xantoproteico se añade una pequeña cantidad de ácido nítrico fuerte, el cual da un color amarillo al material proteínico. Este color vira al anaranjado al añadir amoníaco. Es precisamente esta reacción la que hace que las uñas se vuelvan amarillas cuando entran en contacto con ácido nítrico.

Las proteínas de los vegetales se encuentran generalmente en forma de soluciones coloidales en agua. El calor o el frío excesivos y otros agentes pueden determinar su coagulación como se observa con la albúmina de huevo al hervirlo, siendo este paso irreversible. En los órganos de reserva pueden encontrarse formando pequeños granos, los ***granos de aleurona***, comparables hasta cierto punto con los granos de almidón, aunque generalmente sean mucho menores. Los granos de aleurona abundan en las semillas. En los cereales, como el trigo, avena y maíz, están localizados en una sola capa de células próximas al tegumento de la semilla. Las proteínas no pueden pasar como tales a través de las membranas celulares, por lo que tienen que convertirse en aminoácidos antes de que puedan ser desplazadas de los lugares de almacenamiento a otras partes del vegetal donde son necesarias.

El estudiante debe recordar que las proteínas son principalmente las substancias constituyentes del protoplasma y de los tejidos tanto vegetales como animales. Pueden también emplearse en la síntesis de muchas otras substancias complejas como son los enzimas y las secreciones.

FASES DEL METABOLISMO

Se ha afirmado ya anteriormente que el metabolismo comprende todos los procesos implicados en la construcción y en la destrucción del protoplasma. Los procesos de construcción comprenden la síntesis de todos los alimentos, así como la del protoplasma y colectivamente se consideran como la ***fase anabó-***

Escaneado con CamScanner

lica del metabolismo. Los procesos destructivos consisten principalmente en la transformación de los alimentos en formas solubles y utilizables o en la oxidación de estos alimentos con objeto de liberar y hacer utilizable para la planta la energía que contienen. Ésta es la ***fase catabólica*** del mecanismo. Naturalmente, es imposible que se realice una fase sin que se lleve a cabo también la otra. Ambas se están realizando simultáneamente mientras la planta vive. Es decir, ambas fases son absolutamente interdependientes. Por conveniencia de estudio ambas fases se consideran por separado. Forman parte de la fase anabólica la síntesis de los hidratos de carbono (fotosíntesis); la síntesis de las grasas y aceites; la síntesis de las proteínas; y, finalmente, la transformación de estos elementos en el propio protoplasma (asimilación). La fase catabólica se estudia en el capítulo 12, al tratar de la digestión, de la respiración y de la fermentación.

Tipos de vegetales en relación con el metabolismo. Según el procedimiento mediante el cual obtienen sus alimentos, todos los vegetales pueden dividirse en dos clases: ***vegetales autotróficos*** y ***vegetales heterotróficos.*** Los primeros son los que se nutren por sí mismos independientemente; es decir, elaboran dentro de sus tejidos los alimentos que precisan, tomando únicamente substancias inorgánicas y determinadas formas de energía del ambiente en que viven. Existen dos clases de vegetales autotróficos, el grupo ***fotosintético*** y el ***quimiosintético.*** El primero obtiene substancias del suelo, anhídrido carbónico del aire y energía de la luz solar. Está constituido por plantas que contienen clorofila y, por consiguiente, pueden realizar la fotosíntesis. Todas las plantas verdes superiores, así como las vasculares inferiores, briófitas y las algas, pertenecen a este grupo.

El grupo quimiosintético difiere del anterior en que la energía que almacena en sus alimentos se obtiene de alguna fuente química en vez de proceder de la luz. Por consiguiente, necesitan disponer únicamente de substancias inorgánicas. El carbono que utilizan lo obtienen, como el grupo anterior, a partir del anhídrido carbónico del aire. Los miembros más importantes de este grupo son ciertas bacterias, ninguna de las cuales posee clorofila. Son ejemplos de éstas las hidrogenobacterias, algunas bacterias sulfurosas, las ferrobacterias y las bacterias nitrificantes. Las substancias que oxidan estas bacterias para la obtención de energía son, respectivamente, hidrógeno, sulfuro de hidrógeno, hierro ferroso y amoníaco.

Los vegetales heterotróficos carecen de la facultad de sintetizar hidratos de carbono a partir del CO_2 y del agua, aunque la mayor parte de los mismos pueden elaborar otros alimentos. Son vegetales dependientes. En general viven a expensas de otros vegetales o de substancia orgánica muerta para obtener su carbono orgánico y también deben disponer de substancias inorgánicas. A este grupo pertenecen todos los hongos y las plantas superiores, tales como la cúscuta y la pipa india *(Monotropa uniflora)* (fig. 5-1). Las plantas heterotróficas carecen generalmente de clorofila.

Escaneado con CamScanner

Significación de la capacidad sintetizadora de los vegetales. Es la casi ilimitada facultad de los vegetales de sintetizar sus propios alimentos lo que hace que ocupen un lugar tan importante en el universo. De todos los organismos vivientes sólo los vegetales son capaces de sintetizar hidratos de carbono a partir del CO_2 y del agua. Y es precisamente a partir de estos hidratos de carbono que, finalmente, se sintetizan todos los materiales orgánicos utilizados tanto por los vegetales como por los animales. Es decir, se trata de la fuerza constructora de todas las estructuras orgánicas incluido nuestro propio cuerpo. Al propio tiempo, estos hidratos de carbono constituyen nuestra principal fuente de energía, no sólo de la energía animal, vegetal y humana, sino también de la energía que se obtiene directamente a partir del carbón, del petróleo y de la madera, con la que hacemos funcionar nuestras diversas industrias.

Los animales pueden sintetizar algunas proteínas pero no todas las que necesitan. Dependen de las plantas para la obtención de varios de los aminoácidos más importantes empleados en la construcción de las proteínas. Tampoco en este aspecto los vegetales conocen prácticamente restricción alguna. Los animales están asimismo sujetos a grandes restricciones en lo concerniente a la síntesis de vitaminas, la mayoría de las cuales deben obtener ya sintetizadas directa o indirectamente a partir de las plantas.

La capacidad de los vegetales para sintetizar alimentos a partir de substancias inorgánicas hace que sean el eslabón de conexión entre el mundo mineral y el mundo orgánico.

FOTOSÍNTESIS

En el apartado precedente se afirmó que el alimento de los vegetales está constituido por hidratos de carbono, grasas y proteínas y que estos alimentos son sintetizados por las plantas en el interior de sus tejidos. El propósito del presente apartado es el de considerar la síntesis de los alimentos en los vegetales. Puesto que los hidratos de carbono son los materiales a partir de los cuales se elaboran las grasas y las proteínas, su síntesis será considerada en primer lugar. Debido a que la luz se utiliza por parte del vegetal en este proceso, se le ha dado el nombre de ***fotosíntesis*** (síntesis realizada mediante la utilización de la luz).

Localización del proceso. Los hidratos de carbono se elaboran en los cloroplastos. Cualquier parte del vegetal que contenga clorofila y esté expuesta a la luz puede realizar el proceso. No obstante, los órganos donde se realiza con mayor importancia son las hojas. Todos los rasgos de las hojas parecen estar encaminados hacia su eficiencia en la realización de este proceso. La situación y la disposición de las hojas sobre el tallo son las más adecuadas para recibir la luz y el aire. Su forma y su estructura interna son ideales para el proceso. Son relativamente anchas y delgadas, lo que las hace muy eficientes para interceptar grandes cantidades de luz. En la parte superior tienen una cutícula

Escaneado con CamScanner

transparente y una epidermis también transparente que impiden la pérdida del agua pero permiten el paso de la luz. Por debajo de la epidermis de las hojas de las plantas dicotiledóneas se halla el compacto mesofilo en empalizada cargado de cloroplastos y dispuesto de tal manera que pueda absorber la máxima cantidad de luz disponible. Después, el mesofilo esponjoso, de estructura suelta con numerosas cámaras de aire que comunican con el aire exterior a través de los estomas, permitiendo un amplio intercambio de gases con el exterior. Los propios estomas están de tal modo construidos que se abren durante el día cuando la fotosíntesis puede realizarse. Las venas, que terminan en el mesofilo, acarrean un abundante suministro de agua para el proceso y sirven para transportan el alimento a medida que va siendo sintetizado. Sería difícil imaginar una estructura más ideal para la realización de la fotosíntesis. Los tallos jóvenes y otras partes verdes pueden también, no obstante, realizar el proceso, aun cuando nunca con tanta intensidad.

Las materias primas. De la composición química de los hidratos de carbono se desprende que para su síntesis hará falta un suministro de compuestos que contengan carbono, hidrógeno y oxígeno. Todos estos elementos se obtienen precisamente de dos compuestos corrientes, a saber, el agua, H_2O, y el anhídrido carbónico, CO_2. Ningún otro compuesto procedente del exterior es empleado directamente en la fotosíntesis. Corrientemente las plantas terrestres obtienen el agua del suelo, absorbiéndola mediante sus raíces y conduciéndola a través del tallo hacia las hojas. Un tejido especial, el xilema, es el encargado de este transporte. Los vasos del xilema son esencialmente un sistema de tubitos muy finos que comienzan en las raíces y terminan en las hojas extendiéndose sus ramificaciones por todas las partes de la planta, de manera que toda célula esté próxima a su suministro de agua.

El anhídrido carbónico penetra en forma gaseosa desde la atmósfera, introduciéndose en la hoja por difusión a través de los estomas. De ordinario los suelos contienen mayor cantidad de anhídrido carbónico que la que se encuentra en la atmósfera. Así, mientras la concentración media de anhídrido carbónico en la atmósfera es de 3 partes por cada 10 000 partes de aire, o lo que es lo mismo, del 0,03 por ciento, los suelos pueden contener hasta el 5 por ciento o más de este gas. Las grandes cantidades del suelo proceden principalmente de la respiración de las raíces y de los organismos del suelo. Este gas puede ser desplazado hacia la superficie durante las lluvias intensas, aumentando con ello la concentración de anhídrido carbónico atmosférico cerca de la superficie del suelo y en las proximidades de los vegetales en él enraizados. Es muy improbable que el anhídrido carbónico pueda absorberse por las raíces y ser transportado interiormente hacia otras partes del vegetal en cantidades suficientes para su empleo en la fotosíntesis. Ello se comprueba por el hecho de que cuando se impide la llegada del anhídrido carbónico gaseoso a las partes aéreas de los vegetales, de manera que la única fuente de dicho gas la constituya el que puedan absorber

Escaneado con CamScanner

por las raíces, la fotosíntesis no se realiza con intensidad medible, sea cual fuere la concentración de gas disponible en el suelo.

El anhídrido carbónico penetra en la hoja por simple difusión. El aire está formado por una mezcla de varios gases. Una de las leyes de la difusión es la de que la intensidad con que un gas se desplaza de un lugar hacia otro depende de la diferencia de concentración de este gas en ambas regiones, independientemente de la concentración de los otros gases igualmente presentes. De aquí que la circulación del anhídrido carbónico sea independiente de la de otros gases o, en otras palabras, no se requiere la entrada de grandes volúmenes de aire al interior de las hojas para que pueda obtenerse la cantidad necesaria de anhídrido carbónico. La intensidad de difusión es siempre mayor desde una región de concentración elevada a otra de concentración más baja. Siendo ello así, es evidente que si el interior de la hoja debe disponer de un abastecimiento continuo de anhídrido carbónico a partir del aire, la concentración exterior debe ser más elevada que la del interior de la hoja. Mientras va realizándose la función clorofílica, esta condición se cumple debido a que el anhídrido carbónico del interior de la hoja va siendo constantemente consumido.

Después de que el anhídrido carbónico ha pasado a través de los estomas, penetrando en los espacios aéreos del mesofilo esponjoso, se disuelve en el agua, que se halla en las membranas de las células que contienen la clorofila, difundiéndose de este modo hacia el interior de la cavidad celular, donde inmediatamente es captado por los cloroplastos y utilizado en la fotosíntesis.

Clorofila y fotosíntesis. En el capítulo 3 se estudiaron ya las propiedades generales de la clorofila. Queda ahora por considerar el papel que este pigmento desempeña en la fotosíntesis. Del hecho de que la fotosíntesis no se realice en ausencia de clorofila infiérese que su papel tiene que ser importante. Probablemente la clorofila interviene en el proceso de diferentes maneras. Una de las más importantes consiste en la absorción de la luz. La luz blanca, tal como llega procedente del sol, está formada por una serie de rayos de diferentes longitudes de onda. Cuando un haz de luz solar pasa a través de un prisma, cada uno de los distintos rayos se refracta con mayor o menor intensidad, siendo los de mayor longitud de onda (rojos) los menos refractados y los de menor longitud (azul-violeta) los que más. Resultado de ello es la formación de un espectro, parte del cual es visible al ojo humano, apareciendo en forma de una banda de colores formada por el rojo, anaranjado, amarillo, verde, azul y violeta. En el extremo de dicha banda correspondiente al color rojo, pero por fuera de los rayos rojos visibles, existe una serie de radiaciones invisibles de mayor longitud de onda denominadas infrarrojas. De manera análoga, más allá del violeta existe igualmente una serie de radiaciones invisibles de menor longitud de onda, denominadas ultravioletas.

Si interponemos un tubo que contenga clorofila en el trayecto del haz de luz, antes de que ésta alcance al prisma, ciertas regiones del espectro son

Escaneado con CamScanner

absorbidas por la clorofila y no se obtiene ya una banda de colores continua, sino que en ella aparecen las zonas correspondientes a las radiaciones absorbidas en forma de bandas obscuras. Estas bandas obscuras se denominan ***bandas de absorción*** de la clorofila. Las más obscuras se sitúan en la región visible del rojo. Otras se presentan en el amarillo y en el azul-violeta y ultravioleta. El verde es el menos absorbido, por lo que la clorofila presenta este color. Es importante señalar que la parte del espectro absorbida por la clorofila es probablemente la principal luz que se utiliza en la fotosíntesis. Dicho de otro modo, la clorofila hace que la planta pueda absorber luz para realizar la fotosíntesis. Puesto que no se ha observado ninguna disminución de la cantidad de clorofila contenida en las hojas durante la fotosíntesis intensa, es probable que la luz actúe de fotocatalizador, acelerando las reacciones en que intervenga la luz y apareciendo inalterada al final de la reacción.

Relación de la luz con el proceso. La fotosíntesis es estrictamente un proceso endotérmico, es decir, un proceso que conduce al almacenamiento de energía. La energía almacenada es la energía radiante de la luz solar que pasa a energía potencial en los hidratos de carbono sintetizados. No toda la energía radiante que incide sobre los vegetales se utiliza en el proceso. Ante todo, sólo puede utilizarse la parte absorbida, que, como sabemos, corresponde sólo a determinadas zonas del espectro. Estas regiones contienen sólo una parte relativamente pequeña de la energía total de la luz incidente. Según el físico Langley, que ha realizado un estudio muy cuidadoso de la energía de la luz solar, la distribución de la energía en el espectro solar es la siguiente:

Región del espectro	% de energía total
Infrarrojo	62 a 63
Visible	37,0
Ultravioleta	0,6

Puesto que las radiaciones infrarrojas no son utilizadas en la fotosíntesis, resulta que del 62 al 63 por ciento de la energía total carece de importancia para la fotosíntesis. La absorción máxima se realiza en la región roja del espectro y el máximo subsiguiente en la del azul-violeta. El verde no es absorbido en cantidades importantes. La cantidad total utilizada varía según las diferentes especies. Cuanto más gruesa es la hoja, mayor será la cantidad de luz absorbida, pero, en general, únicamente alrededor del 1 por ciento de la energía incidente total sobre la hoja se utiliza en la fotosíntesis. Ello parece una cantidad insignificante; con todo, es suficiente para suministrar prácticamente toda la energía empleada por el hombre, los animales y los vegetales.

Debe tenerse en cuenta que este almacenamiento de energía procedente de una fuente exterior y que permite su utilización por todas las formas de vida, es lo que determina que la fotosíntesis sea el proceso sintético más importante de la naturaleza. Todas las actividades de los animales implican un gasto o pérdida

Escaneado con CamScanner

de energía. Solamente las plantas verdes, mediante la fotosíntesis, son capaces de incorporar y reconstruir el suministro biológico de energía. El almacenamiento de energía mediante la fotosíntesis es, por consiguiente, la parte más significativa de todo el proceso.

Mecanismo de la fotosíntesis. Los hechos positivamente conocidos acerca de la fotosíntesis pueden establecerse como sigue: 1) el agua y el anhídrido carbónico son las materias primas utilizadas; 2) los cloroplastos son necesarios; 3) la energía de la luz es almacenada; 4) hay una liberación de oxígeno, y 5) se forman hidratos de carbono. La mayoría de estos puntos van implícitos en lo que generalmente se llama la ecuación fotosintética:

$$6CO_2 + 6H_2O + \text{energía lumínica} \longrightarrow \underset{\text{azúcar}}{C_6H_{12}O_6} + 6O_2$$

Esta ecuación es puramente arbitraria, indicando simplemente los materiales iniciales y los productos finales del proceso. Es correcta en un detalle; a saber, indica que para cada volumen de CO_2 consumido se libera un volumen igual de oxígeno, lo cual puede comprobarse experimentalmente.

El problema de cómo la planta es capaz de realizar esta síntesis de hidratos de carbono ha atraído la atención de varios de los mejores químicos del mundo. En 1870, el químico alemán von Baeyer sugirió que durante el proceso podría formarse formaldehído (CH_2O) como producto intermedio, el cual sería ulteriormente convertido en glucosa. La unión de seis moléculas de aldehído fórmico daría una molécula de glucosa ($C_6H_{12}O_6$). Esta idea ejerció una gran influencia sobre los primeros investigadores, teniendo como resultado que muchas de las teorías propuestas entonces considerasen la formación de formaldehído como parte integrante del proceso. No obstante, trabajos más recientes que han arrojado mucha luz sobre la naturaleza del proceso fotosintético señalan que es muy improbable que el formaldehído desempeñe ningún papel en el mismo.

Una detallada discusión de los posibles mecanismos de la fotosíntesis cae fuera de los fines de un libro de texto de botánica general. Puede afirmarse, no obstante, que van acumulándose datos que indican que se trata fundamentalmente de un proceso de óxido-reducción entre el anhidrido carbónico y el agua, consistente de muchos pasos, incluyendo reacciones tanto químicas como fotoquímicas, mediante las cuales, en presencia de la luz y de cloroplastos, el anhídrido carbónico es reducido mediante el hidrógeno obtenido en la descomposición del agua. El oxígeno liberado en el proceso es agua deshidrogenada. Se señala la intervención de múltiples enzimas diferentes.

Según esta interpretación, la clorofila presente en los cloroplastos es activada o excitada por la luz. Por acción de la clorofila así activada el agua se escinde en hidrógeno (captado por un aceptor) y oxígeno. Este oxígeno pasa a la forma molecular, escapándose en forma de gas. El CO_2 absorbido por un aceptor de esta substancia para formar un compuesto de adición, es reducido mediante el

Escaneado con CamScanner

hidrógeno (cedido por el aceptor de hidrógeno) para formar un compuesto intermedio, parte del cual es transformado en un hidrato de carbono sencillo (CH_2O); con lo que el aceptor de CO_2 queda libre para realizar nuevas adiciones de CO_2. Se elimina agua como producto secundario. Todos estos pasos pueden esquematizarse de la manera siguiente:

1) Clorofila inactiva + luz $\longrightarrow$ clorofila activada
2) $2H_2O$ + clorofila activada $\longrightarrow$ 4(H) + 2(O) + clorofila inactiva
3) 2(O) $\longrightarrow$ $O_2\uparrow$
4) CO_2 + aceptor de CO_2 $\longrightarrow$ compuesto de adición del CO_2
5) Compuesto de adición del CO_2 + 4(H) $\longrightarrow$ (CH_2O) + H_2O + aceptor de CO_2

Todas las reacciones indicadas han logrado realizarse mediante cloroplastos aislados de todos los demás componentes celulares, con lo que queda demostrado que los cloroplastos son la sede de toda la actividad fotosintética.

El primer paso consiste en una reacción ***fotoquímica,*** es decir, una reacción con intervención de la luz. Todos los demás pasos, exceptuando la reacción lateral últimamente mencionada en conexión con el paso 2, implican únicamente ***reacciones obscuras.*** Al comparar los pasos 1 y 2, puede observarse que la clorofila original del paso 1 es liberada en el paso 2, pudiendo reaccionar de nuevo. Con ello no disminuye la cantidad de clorofila durante el proceso.

El hecho de que el oxígeno liberado en el paso 3 proceda del agua y no del CO_2, como antiguamente se creía, ha podido demostrarse mediante el empleo de agua y de anhídrido carbónico que contienen oxígeno pesado. es decir, un isótopo del oxígeno con peso atómico 18 en vez de 16 como el usual. Mediante este «marcaje» del oxígeno, éste puede luego localizarse en los productos finales del proceso. Así, cuando a las plantas que realizan la fotosíntesis se les suministra agua que contenga oxígeno pesado (O^{18}), el oxígeno molecular liberado está constituido por oxígeno pesado. Cuando se les suministra anhídrido carbónico que contenga O^{18}, el oxígeno liberado será O^{16}, o sea oxígeno ordinario, quedando con ello demostrado que el oxígeno liberado procede en todo caso del agua y no del anhídrido carbónico.

El aceptor de CO_2 de los pasos 4 y 5 se cree que es la de 1,5-difosforribulosa, cuya identidad ha sido establecida mediante técnicas de marcaje similares a la indicada en el párrafo anterior y por cromatografía. El paso 5 requiere un gasto de energía para que se realice en la dirección indicada. Esta energía procede de una substancia que contiene enlace fosfórico muy rico en energía, denominada ***trifosfato de adenosina*** (generalmente abreviada ATP, véase la página 365). Este ATP se produce en virtud de una fosforilización fotosintética proceso en el cual la *energía lumínica* se convierte en *energía química* de los enlaces fosfóricos del ATP, lograda mediante una serie de reacciones laterales del paso 2 que constituyen uno de los rasgos más significativos de la fotosíntesis.

Escaneado con CamScanner

Combinando (por adición y supresión) todos los pasos de las reacciones precedentes, obtenemos la siguiente:

$$H_2O + CO_2 + \text{luz} \longrightarrow (CH_2O) + O_2$$

Multiplicando por 6, obtenemos la denominada ecuación fotosintética:

$$6CO_2 + 6H_2O + \text{luz} \longrightarrow \underset{\text{azúcar}}{C_6H_{12}O_6} + 6O_2$$

Productos formados. El (CH_2O) del paso 5 antes indicado no es aldehído fórmico, sino un hidrato de carbono sencillo que se cree sea el aldehído glicérico-3-fosfórico. Este cuerpo puede considerarse como el primer producto estable de la fotosíntesis y señala el final del proceso puramente fotosintético. Mediante su condensación y otras reacciones, esta substancia puede convertirse en glucosa, fructosa, sacarosa, almidón y otros hidratos de carbono. Pueden formarse también aminoácidos y otros constituyentes del vegetal.

Consecuencia directa de la fotosíntesis es la formación de glucosa en las hojas de muchos vegetales, la cual con frecuencia es transformada inmediatamente en almidón. La presencia de este almidón puede comprobarse fácilmente mediante una sencilla prueba con yodo. Una ventaja de esta transformación es que el almidón es insoluble en el contenido acuoso de la célula y por consiguiente no afecta a las actividades osmóticas de la misma. Al propio tiempo, el almidón ocupa también menor volumen y no retrasa la fotosíntesis tan rápidamente como lo haría una acumulación de azúcar soluble. Durante la noche el almidón es convertido de nuevo en azúcar, en cuya forma queda en libertad para emigrar de la hoja, a través de las venas, hacia otras partes del vegetal. Gracias a ello las células de las hojas quedan libres generalmente de almidón y azúcares al llegar la mañana y, por tanto, en mejores condiciones para continuar llevando a cabo el proceso fotosintético. Algunas plantas, especialmente muchas monocotiledóneas, como las cebollas y lirios, no producen almidón. En este caso los hidratos de carbono pueden permanecer en forma de glucosa o convertirse en fructosa, sacarosa y otras substancias. La sacarosa (azúcar de caña) se forma en las hojas de muchas plantas.

El oxígeno queda siempre liberado como subproducto de la fotosíntesis. A consecuencia del intercambio gaseoso que acompaña a este fenómeno durante el día, se absorbe CO_2 y se expele O_2. El CO_2 desprendido a consecuencia de la respiración de la hoja se utiliza asimismo en la fotosíntesis. La liberación de oxígeno por parte de los vegetales durante la fotosíntesis es la principal causa que determina que la concentración del mismo en la atmósfera se mantenga constante. De nuevo, pues, vemos cómo los vegetales hacen posible la vida a los animales y al hombre, puesto que todos los animales consumen constantemente oxígeno y deben disponer continuamente de nuevas provisiones de este gas.

Escaneado con CamScanner

Intensidad de la fotosíntesis y factores que la afectan. La intensidad con que los vegetales sintetizan los hidratos de carbono depende de la acción combinada de factores externos e internos. Los factores externos más importantes son la temperatura, la concentración de anhídrido carbónico, la clase y la intensidad de la luz, y la cantidad de agua disponible. Dos factores internos son muy importantes, el contenido clorofílico y un factor protoplasmático.

Temperatura. En general, cuando la temperatura se eleva por encima del mínimo, la intensidad de la fotosíntesis se eleva también de manera geométrica. Es decir, por cada elevación de 10° de temperatura, la intensidad de la fotosíntesis se incrementa de 2,2 a 2,6 veces, hasta que se alcanza una temperatura de 30 a 35° C., más allá de la cual no tiene ya lugar ningún nuevo incremento de la intensidad. Si la temperatura sube muy por encima de 30 a 35° C., la intensidad puede decrecer. Según veremos más adelante, los efectos de la temperatura están estrechamente ligados a los factores internos limitantes del proceso.

Concentración de anhídrido carbónico. Probablemente ningún otro factor externo ejerza, en condiciones naturales, mayor influencia sobre la intensidad de la fotosíntesis que el contenido en anhídrido carbónico de la atmósfera. Según se ha afirmado previamente, existe sólo un promedio de tres centésimas del 1 por ciento de este gas en el aire. Cuidadosos experimentos han demostrado que las plantas pueden utilizar concentraciones más elevadas si disponen de ellas. Cuando se suministran artificialmente a las plantas cantidades más elevadas, la intensidad de la fotosíntesis aumenta hasta alcanzar un punto máximo, más allá del cual no existe ya ningún nuevo aumento. Para muchas de las plantas corrientes este máximo se alcanza para una concentración de alrededor del 0,5 al 1 por ciento de este gas. Algunas plantas podrían utilizar probablemente todavía porcentajes más elevados de anhídrido carbónico. Cuando se tiene en cuenta que este anhídrido carbónico es la única fuente de carbono para la planta y que el carbono constituye por sí solo alrededor del 50 por ciento del peso seco de los vegetales, la importancia de un amplio suministro del gas salta a la vista.

Han sido muchos los esfuerzos realizados para incrementar los rendimientos de las cosechas agrícolas añadiendo al suelo abonos minerales; pues bien, todos los minerales juntos constituyen en los vegetales únicamente del 1 al 10 por ciento del peso seco de los mismos. La aplicación de cantidades adicionales de anhídrido carbónico a los cultivos se ha ensayado por muchos investigadores y los resultados logrados han sido generalmente muy prometedores. Se han logrado rendimientos incrementados del 30 al 300 por ciento con cultivos tales como patatas, tomates, remolachas, zanahorias y cebada. La escasa concentración de anhídrido carbónico en el aire hace muy probable que sea este factor el que, en última instancia, determine la rapidez con que puede realizarse la fotosíntesis en los vegetales en condiciones naturales, a pesar de que es probable que la concentración de anhídrido carbónico en el aire cerca del nivel del suelo sea siempre elevada debido al que se desprende del propio suelo.

Escaneado con CamScanner

Clase e intensidad de la luz. La luz es uno de los factores más variables en la naturaleza. Puede variar en calidad, intensidad y duración, y cada una de estas características influye sobre la intensidad de la fotosíntesis. Aunque la fotosíntesis puede realizarse bajo todas las partes del espectro visible, y hasta cierto punto también en el ultravioleta, no todas las regiones son igualmente favorables. Si el espectro de la luz del sol se divide en el punto medio de la región visible y el producto de la fotosíntesis en la mitad roja se representa por 100, el valor de la mitad azul será alrededor de 54, o sea aproximadamente la mitad de la del rojo. La menor intensidad se da en la región del verde. La radiación infrarroja no se utiliza en la fotosíntesis y la intensidad de la región ultravioleta de la luz solar es tan baja que hace que esta región sea poco menos que insignificante para el proceso. Aunque la intensidad es más elevada en el extremo del rojo, debido a su más elevado valor energético y a la más fuerte absorción de luz por parte de la clorofila en esta región, la ausencia del extremo azul-violeta del espectro produce un intenso descenso de la intensidad de la fotosíntesis. Es parcialmente por esta razón que la fotosíntesis se realiza con intensidad menor con luz artificial, puesto que la mayoría de luces artificiales, como las lámparas incandescentes de tungsteno, tienen pocos rayos azules y violetas.

En lo que se refiere a la intensidad de la luz, si empezamos con la obscuridad o con una luz de muy débil intensidad y vamos aumentándola gradualmente, la intensidad de la fotosíntesis aumenta con la de la luz, hasta alcanzar un máximo. Los vegetales varían considerablemente en lo que al valor de este máximo se refiere, si bien para la mayoría de ellos queda muy por debajo de la intensidad de la luz del día al mediodía. Se comprobado que la intensidad de la luz en este momento puede reducirse durante el verano a una doceava parte de su valor, sin que se manifieste ninguna disminución de la intensidad de la fotosíntesis en hojas individuales. Ello significa que, ordinariamente, las plantas en la naturaleza disponen de mucha más luz que la que pueden emplear, mientras los demás factores, como la concentración de anhídrido carbónico, permanezcan constantes. La duración de la luz o el período de tiempo qua la planta se encuentra en la luz influyen evidentemente sobre la cantidad de hidratos de carbono que pueden formar. Este factor adquiere importancia durante los cortos días otoñales y de invierno, siendo de considerable importancia práctica en la obtención de cosechas de invernadero durante la estación fría.

Suministro de agua. Por ser el agua una de las materias primas para la fabricación de hidratos de carbono, es fácil comprender que una deficiencia en la misma puede frenar la intensidad de la fotosíntesis. Sin embargo, únicamente cuando el agua escasea hasta el punto de provocarse la marchitez, este factor adquiere importancia. Bajo las condiciones ordinarias de crecimiento de las plantas el suministro de agua raras veces constituye un factor limitante del proceso.

Escaneado con CamScanner

Factores internos. De los factores internos que afectan la intensidad de la fotosíntesis, sólo dos merecen ser tratados aquí: el contenido clorofílico de la hoja y un factor protoplasmático. Este último implica un cierto número de rasgos definitivamente vinculados con las actividades del protoplasma y no muy bien conocidos. La importancia de un factor protoplasmático queda indicada por el hecho de que los intentos realizados para producir la fotosíntesis *in vitro* o mediante extractos de clorofila han resultado generalmente infructuosos. El factor protoplasmático implica, probablemente en parte, la acción de varios enzimas asociados al proceso fotosintético.

Es preferible considerar conjuntamente los dos factores internos mencionados. Ambos están estrechamente ligados con la acción de la temperatura. La acción de los enzimas se acelera siempre al aumentar la temperatura, por lo que puede resultar que el aumento de intensidad de la fotosíntesis al aumentar la temperatura sea debido en parte, por lo menos, a la aceleración de las acciones enzimáticas asociadas con el proceso. Sin embargo, la aceleración de los enzimas sólo puede incrementar la fotosíntesis cuando se dispone de abundante cantidad de clorofila. En general, cuanto mayor es la cantidad de clorofila presente, tanto más intensa será la fotosíntesis, puesto que puede absorberse mayor cantidad de luz. Cuando el contenido de clorofila es bajo, los aumentos de temperatura ejercen escaso efecto sobre la intensidad de la fotosíntesis, debido a que, a pesar de que este aumento acelere la actividad enzimática, el proceso no puede realizarse con mayor rapidez, puesto que la clorofila está ya trabajando al máximo de su capacidad y, por consiguiente, no puede absorber la luz adicional que sería necesaria para aprovechar el incremento de la acción enzimática. Por el contrario, cuando el contenido de clorofila es elevado, un aumento de temperatura ejercerá un marcado efecto sobre la intensidad de la fotosíntesis, puesto que entonces se realizará probablemente la absorción de luz suficiente para aprovechar el incremento de actividad de los enzimas. Es, pues, posible en las plantas con gran contenido clorofílico, que la actividad de los enzimas pueda resultar el factor que limita la intensidad de la fotosíntesis, mientras que en las plantas con contenido clorofílico escaso, es la absorción de luz lo que limita dicha intensidad.

Factores limitantes. Debe tenerse bien presente que todos los factores mencionados actúan simultáneamente y que la cantidad de hidratos de carbono sintetizados dependerá en todo caso de su acción conjunta. Ahora bien, como quiera que ninguna cadena es más fuerte que su anillo más débil, también la intensidad de la fotosíntesis estará probablemente determinada en última instancia por aquel factor cuya intervención sea la mínima. Por ejemplo, si existe una temperatura muy favorable, luz suficientemente intensa y de composición adecuada, abundancia de agua y de clorofila, pero escasa cantidad de anhídrido carbónico, la intensidad del proceso estará determinada por la concentración de anhídrido carbónico o, dicho de otro modo, dicha concentración de anhídrido carbónico actúa como ***factor limitante*** del proceso. Cualquiera de los factores

Escaneado con CamScanner

externos o internos hasta ahora mencionados puede convertirse en factor limitante de la fotosíntesis.

Cantidad de hidratos de carbono producida por la fotosíntesis. Teniendo en cuenta lo dicho a propósito del efecto de los diferentes factores sobre la intensidad de la fotosíntesis, es evidente que la cantidad de hidratos de carbono sintetizados variará mucho en los diferentes vegetales, así como también en una misma planta, según las diferentes condiciones a que se halle sometida. Es, por tanto, imposible establecer con precisión la cantidad de hidratos de carbono que puede elaborar una planta en un tiempo dado, a menos que se proceda a su medición. Estas mediciones se han efectuado con frecuencia y se han obtenido cantidades medias para condiciones generales también medias. Ganong señala un promedio para muchas plantas corrientes de 1 g de anhídrido carbónico por metro cuadrado de superficie foliar y hora. Algunas plantas elaboran cantidades mucho mayores y otras menores. Un gramo por hora y por metro cuadrado de superficie foliar parece una cantidad insignificante; pero cuando se tiene en cuenta a todas las plantas que realizan la fotosíntesis, pronto se obtienen evaluaciones enormes: en la cosecha de 1956 el mundo produjo unas 41 031 065 Tm de azúcar, de las cuales 2 317 857 corresponden sólo a los Estados Unidos. Estas cantidades corresponden únicamente a la producción de dos especies de plantas cultivadas, la caña de azúcar y la remolacha azucarera y, en realidad, corresponden al sobrante producido por dichas plantas, sin tener en cuenta lo consumido por ellas. En la tabla siguiente se consignan los rendimientos anuales de varias otras cosechas, que corresponden en su mayor parte a hidratos de carbono elaborados mediante la fotosíntesis.

Rendimiento anual de cosechas ricas en hidratos de carbono

(Producción de los Estados Unidos, en bushels)

Cosecha	Promedio 1947-1956	1957	1958
Maíz	3.144.304.000	3.422.331.000	3.799.844.000
Trigo	1.116.216.000	950.662.000	1.462.218.000
Avenas	1.293.976.000	1.300.954.000	1.422.164.000
Cebada	302.770.000	437.170.000	470.449.000
Centeno	23.359.000	27.243.000	32.485.000
Patatas	381.025.000	399.232.000	439.637.000

El valor total de estas y de otras cosechas alcanza promedios de entre 10 y 20 mil millones de dólares al año. Si se tiene en cuenta, además, que las plantas cultivadas constituyen sólo una pequeña parte de la vegetación total del mundo, queda puesta de manifiesto la gran amplitud de la fotosíntesis.

Escaneado con CamScanner

Destino de los productos de la fotosíntesis. Los hidratos de carbono elaborados mediante la fotosíntesis son utilizados por el vegetal de diferentes maneras. Si en la hoja se forma almidón, éste se convierte primero en glucosa soluble y después es transportada a otras partes del vegetal a través del floema. Allí puede oxidarse en seguida con objeto de que libere la energía potencial que almacena, o bien puede ser transformada en otros hidratos de carbono y compuestos relacionados, o bien en grasas o proteínas. Parte de ella se emplea en la construcción de un nuevo protoplasma y de nuevos tejidos. Después de satisfechas todas estas necesidades, existe siempre un sobrante que la planta almacena como reserva en órganos tales como las raíces, tallos y semillas. Son estas reservas almacenadas las que el hombre utiliza en muchas de las plantas por él cultivadas. Estos empleos pueden resumirse de la manera siguiente:

1) Cambio a formas solubles (digestión).
2) Transporte hacia otras partes del vegetal (translocación).
3) Oxidación para liberar energía (respiración o fermentación).
4) Empleo en la síntesis de grasas, proteínas y otros compuestos.
5) Empleo en la construcción de nuevos tejidos (asimilación y crecimiento).
6) Transporte hacia los órganos de almacenamiento como reservas (almacenamiento).

Resumen. La fotosíntesis es un proceso vegetal de carácter sintético mediante el cual las células que contienen clorofila almacenan la energía radiante de la luz solar y liberan oxígeno al elaborar hidratos de carbono a partir del agua obtenida del suelo y del anhídrido carbónico gaseoso que toman de la atmósfera. Fundamentalmente se trata de un proceso oxidativo mediante el cual el anhídrido carbónico es reducido por parte del hidrógeno obtenido en la descomposición del agua, siendo el oxígeno desprendido en el proceso, agua deshidrogenada. La intensidad con que se realiza este proceso depende de factores externos, como la temperatura, la luz, la disponibilidad de anhídrido carbónico y de agua, y de factores internos, como el contenido en clorofila y un factor protoplasmático, pudiendo actuar todos ellos como factores limitantes del proceso. Las plantas elaboran por término medio alrededor de un gramo de hidratos de carbono por metro cuadrado de superficie foliar y hora. Ello es suficiente para abastecer de alimento a todas las formas vegetales y animales. Los hidratos de carbono así elaborados son utilizados por la planta en la digestión, translocación, respiración, síntesis de otras substancias, asimilación y almacenamiento.

LA SÍNTESIS DE GRASAS Y DE PROTEÍNAS

Síntesis de grasas y aceites. Anteriormente fueron ya consideradas las propiedades generales de las grasas. Se recordará que los aceites fijos y las grasas.

Escaneado con CamScanner

únicos empleados como alimentos, están constituidos por ésteres de la glicerina con ácidos grasos. Un éster es una sal orgánica derivada de un ácido orgánico y de una base metálica. La formación de una sal inorgánica se realiza de la manera expresada por la siguiente ecuación:

$$\underset{\text{hidróxido sódico}}{NaOH} + \underset{\text{ácido clorhídrico}}{ClH} \longrightarrow \underset{\text{cloruro sódico (sal)}}{ClNa} + \underset{\text{agua}}{H_2O}$$

Análogamente, la ecuación siguiente indica la formación de una sal orgánica o éster:

$$\underset{\text{alcohol etílico}}{C_2H_5OH} + \underset{\text{ácido fórmico}}{HOOC{-}H} \longrightarrow \underset{\text{formato de etilo (éster)}}{C_2H_5{-}OOC{-}H} + \underset{\text{agua}}{H_2O}$$

En general:

$$\underset{\text{alcohol}}{R_1{-}OH} + \underset{\text{ácido graso}}{HOOC{-}R_2} \longrightarrow \underset{\text{éster}}{R_1{-}OOC{-}R_1} + \underset{\text{agua}}{H_2O}$$

La glicerina es un alcohol con tres grupos OH y por consiguiente se necesitan tres moléculas de un ácido monocarboxílico para reaccionar con los grupos OH. Cuando ello ocurre, se forma una grasa o aceite de la manera siguiente:

$$\begin{array}{l} H_2COH \\ | \\ HCOH \\ | \\ H_2COH \\ \text{glicerina} \end{array} + \begin{array}{l} HOOC{-}R \\ \\ HOOC{-}R \\ \\ HOOC{-}R \\ \text{ácido graso} \end{array} \longrightarrow \begin{array}{l} H_2COOC{-}R \\ | \\ HCOOC{-}R \\ | \\ H_2COOC{-}R \\ \text{grasa} \end{array} + 3H_2O$$

Muchos de los aceites que se encuentran en los vegetales contienen los ácidos esteárico, palmítico u oleico. Es posible, y de hecho ocurre con frecuencia, que dos o tres ácidos diferentes reaccionen con una sola molécula de glicerina según la reacción antes indicada.

Obsérvese en la última ecuación que para fabricar una grasa el vegetal tiene que disponer de glicerina y de ácidos grasos. Por tanto, ambas substancias deben elaborarse previamente. Existen indicios que permiten suponer que ambas son obtenidas a partir de hidratos de carbono mediante una serie de pasos intermedios. La glicerina se obtiene probablemente a partir de la glucosa. La síntesis de los ácidos grasos comienza probablemente con la fermentación de los azúcares, no siendo necesarias para que ello tenga lugar, ni la clorofila ni la luz. La condensación de la glicerina y de los ácidos grasos para formar la grasa se realiza gracias a la intervención de un enzima denominado *lipasa*. Esta fase del proceso se realiza particularmente en las partes de la planta donde el contenido acuoso va disminuyendo como ocurre en el desarrollo de las semillas, siendo

Escaneado con CamScanner

parte integrante del proceso de maduración de las mismas. Si el contenido de agua permanece muy elevado, los ácidos grasos y la glicerina pueden permanecer juntos durante mucho tiempo sin formar grasas. Los pasos seguidos en la síntesis de las grasas por parte de los vegetales pueden resumirse como sigue:

1) Formación de glicerina mediante el desdoblamiento de la glucosa o de otras hexosas.
2) Formación de ácidos grasos, empezando probablemente con la fermentación de azúcares.
3) Condensación de la glicerina y de los ácidos grasos para formar la grasa, llevada a cabo por el enzima lipasa.

Como quiera que las grasas forman parte de todo protoplasma vivo y que no pueden desplazarse en forma de tales de célula a célula, es probable que todo el protoplasma pueda sintetizar grasas o, por lo menos, llevar a cabo el último de los pasos del proceso.

Las grasas se utilizan principalmente como fuente de energía, siendo su valor energético, según se indicó ya anteriormente, 2,25 veces el de los hidratos de carbono. Además de formar parte del protoplasma, se encuentran almacenadas generalmente en semillas como las del lino, avellano, ricino y girasol, así como en el embrión del maíz y de otros cereales. De cada uno de los tipos de semillas indicadas se obtienen aceites comerciales.

Síntesis de proteínas. La molécula proteica contiene siempre nitrógeno y generalmente azufre, además de carbono, hidrógeno y oxígeno, pudiendo encontrarse además fósforo. Los vegetales utilizan muchos de los minerales que absorben del suelo en la síntesis de las proteínas, especialmente los nitratos, sulfatos y fosfatos.

El procedimiento mediante el cual se elaboran las proteínas varía probablemente en los diferentes vegetales. Los hidratos de carbono, obtenidos mediante la fotosíntesis sirven de fuente de carbono, hidrógeno y oxígeno. Las plantas superiores emplean generalmente los nitratos absorbidos del suelo como fuente de nitrógeno para el proceso. Algunas, sin embargo, pueden utilizar sales amoniacales. En los vegetales inferiores existe una gran variabilidad en lo que se refiere a la forma de nitrógeno que pueden utilizar. Algunas bacterias pueden utilizar el nitrógeno atmosférico; otras utilizan sales amoniacales; algunas, nitritos y otras, nitratos. Y todavía hay otras que utilizan sales orgánicas de nitrógeno. Los pasos que se siguen en la síntesis de la proteína, o proteosíntesis, dependerán por consiguiente de la forma de nitrógeno que se utilice. En las plantas superiores se realizan probablemente tres pasos por lo menos, a saber:

1) Reducción de los nitratos.
2) Síntesis de aminoácidos.
3) Unión de los aminoácidos para formar proteínas.

Escaneado con CamScanner

La reducción de los nitratos a nitritos y amoníaco es necesaria antes de que pueda realizarse el segundo de los pasos indicados. Esta reducción se realiza probablemente en diferentes lugares del vegetal. Se ha comprobado que en los manzanos se verifica en las raíces, mientras que en otras plantas como el tomate, tiene lugar en el ápice del tallo, en células de las hojas, en el córtex de los peciolos de las hojas y de los tallos, y en las proximidades de los tejidos conductores de alimentos del tallo. La reducción se verifica probablemente mediante enzimas. La energía requerida para el proceso se obtiene probablemente mediante la reducción de la glucosa o fructosa, siendo al parecer necesario el oxígeno. Aunque la luz no sea necesaria para esta fase de la síntesis de las proteínas, puede en algunos casos afectar la intensidad de la reducción.

Los aminoácidos se sintetizan luego a partir de la glucosa y de otros azúcares y del producto resultante de la reducción de los nitratos. Este paso del proceso tiene también lugar probablemente en diferentes órganos de la planta, especialmente en las hojas y en los extremos de los tallos, siendo esencial un buen suministro de hidratos de carbono. Los aminoácidos pueden ser desplazados en forma de tales desde una parte de la planta a otra y por consiguiente su presencia en una región determinada no significa que necesariamente hayan sido sintetizados allí. Además, pueden originarse en la digestión por desintegración de las proteínas ya existentes en el vegetal. Ello dificulta la determinación de dónde y cuándo se forman los aminoácidos en los vegetales. El tercer paso del proceso, la reunión de los aminoácidos para formar proteínas, es estrictamente un proceso enzimático. Esta fase de la proteosíntesis pueden realizarla lo mismo los animales que los vegetales. En la planta pueden considerarse como una función propia de toda célula viva; no obstante, existen regiones en las que se sintetizan en mayores cantidades que en otras. Estas regiones se localizan en todos los puntos de crecimiento activo y en las semillas en desarrollo. El contenido proteínico del grano de trigo, por ejemplo, cuando se desarrolla en la planta, aumenta gradualmente hasta que el grano está maduro y seco. En la primera fase lechosa, los aminoácidos se encuentran en abundancia. Al ir disminuyendo el contenido acuoso a consecuencia del almacenamiento de alimentos, los aminoácidos se convierten en proteínas. Por tanto, en el grano maduro, el porcentaje de proteínas es relativamente elevado, mientras que el de los aminoácidos es muy bajo o nulo. En la unión de los aminoácidos, el grupo NH_2 de uno de ellos se une con el grupo COOH de otro, formándose así una verdadera cadena de aminoácidos. Las proteínas están constituidas fundamentalmente por dichas cadenas de aminoácidos.

Los rasgos esenciales de la síntesis de las proteínas en los vegetales son el estar formadas por aminoácidos, los cuales, a su vez, se originan a partir de los hidratos de carbono producidos mediante la fotosíntesis y de sales obtenidas del suelo como son los nitratos, sulfatos y fosfatos. Las proteínas son partes esenciales de toda célula viva, siendo el principal material a partir del cual se forma el propio protoplasma.

Escaneado con CamScanner

RESUMEN DE LA FASE ANABÓLICA DEL METABOLISMO EN LAS PLANTAS VERDES

En el presente capítulo se ha intentado dar idea de cómo la planta elabora diversas substancias que le son necesarias para su existencia. Partiendo de substancias inorgánicas, agua y anhídrido carbónico, fabrica en primer lugar hidratos de carbono, proceso mediante el cual se almacena la energía contenida en la luz para su futuro empleo. Este proceso denominado fotosíntesis, lo realiza únicamente los vegetales provistos de clorofila. Partiendo de los hidratos de carbono así formados se elaboran la mayoría de los restantes compuestos que se encuentran en los vegetales. El almidón, la celulosa, y otros hidratos de carbono se forman directamente a partir de la glucosa original formada por la fotosíntesis. Parte de esta glucosa se convierte en glicerina y ácidos grasos a partir de los cuales se sintetizan luego las grasas. Mediante la adición a la glucosa de substancias minerales como los nitratos, fosfatos y sulfatos, se forman los aminoácidos, los cuales, a su vez, se unen entre sí para dar lugar a las proteínas. Con éstas pueden formarse enzimas, secreciones, otros compuestos orgánicos complejos y el propio protoplasma.

La formación de la substancia viva o protoplasma recibe el nombre de ***asimilación.*** La asimilación constituye el clímax de todos los procesos anabólicos. Casi nada se sabe acerca de cómo las substancias no vivas se convierten en substancia viva en virtud de la asimilación salvo que dicha transformación puede únicamente realizarse allí donde la vida ya existe. Antes de que ninguna substancia pueda ser asimilada, debe hallarse en forma soluble y debe ser transportada a las regiones donde la asimilación está en marcha, como son las partes de los vegetales en crecimiento. Puesto que gran parte del alimento que se utiliza es almacenado en forma insoluble, ello requiere que antes de la asimilación tengan lugar determinados procesos desintegradores que constituyen la fase catabólica del metabolismo. Anabolismo y catabolismo se realizan pues, simultáneamente.

ALIMENTACIÓN DE LOS VEGETALES CARENTES DE CLOROFILA

Las consideraciones precedentes se refieren principalmente a los vegetales provistos de clorofila que son los únicos que pueden llevar a cabo la fotosíntesis. Sin embargo, hay muchos que carecen de dicho pigmento, entre los que se cuentan principalmente las bacterias, los hongos y algunas plantas con flores tales como la pipa india. Es obvio que estas plantas no pueden realizar la fotosíntesis y, por consiguiente, tienen que obtener sus hidratos de carbono por

Escaneado con CamScanner

FIG. 5-1. Plantas parásitas con semillas. *A*, pipa india *(Monotropa uniflora)*, planta con flores parásitas; *B*, cúscuta común *(Cuscuta* sp.), planta con semillas trepadora parasitando al cauce de agua *(Justicia americana)*.

otros procedimientos. Puesto que la clorofila no interviene en la síntesis de las grasas y de las proteínas, estos alimentos podrán ser preparados también por parte de los vegetales que carezcan de dicho pigmento, de la misma manera que se indicó anteriormente a propósito de los vegetales verdes. Según se afirmó en el apartado precedente, los vegetales sin clorofila puden subdividirse en dos grupos, a saber: vegetales autotróficos, representados por ciertas bacterias que utilizan la energía obtenida a partir de alguna fuente química, en vez de obtenerla de la luz, para la preparación de los hidratos de carbono, y los vegetales heterotróficos, los cuales no pueden realizar la fotosíntesis sino que deben obtener los hidratos de carbono a partir de la substancia orgánica de otros organismos, vivos o muertos. Todo vegetal heterotrófico que obtiene su alimento de otro organismo vivo, se denomina ***parásito,*** y el organismo del que extrae el alimento recibe el nombre de ***huésped.*** Si el alimento lo obtiene de un organismo muerto o en descomposición, el vegetal heterotrófico recibe el nombre de ***saprófito.*** La asociación de los dos organismos en el primer caso se denomina ***parasitismo,*** y en el segundo, ***saprofitismo.*** Todo hongo o seta que crece sobre el suelo o sobre algún

Escaneado con CamScanner

tronco de árbol viejo es saprófito, mientras que otros, como el que produce la podredumbre de la patata, son parásitos.

La nutrición de los saprófitos. En el caso de los saprófitos, el problema de la obtención del alimento es relativamente sencillo. Estos vegetales pertenecen en su mayoría a los grupos de los hongos y bacterias. Se desarrollan directamente sobre la substancia inorgánica y absorben los alimentos disueltos que en ella se encuentran. Los hongos desarrollan un intenso sistema de filamentos vegetativos denominado ***micelio***, el cual se desarrolla entre el substrato absorbiendo el alimento en él contenido. Las bacterias, por su parte, son vegetales unicelulares, y cada célula debe absorber sus alimentos directamente a través de su propia membrana celular.

La nutrición de los parásitos. Los hongos parásitos forman también un micelio más o menos extenso igual que el indicado para los saprófitos. Cualquier parte de este micelio puede realizar la absorción de alimentos. Sin embargo, estas especies suelen estar provistas de unas estructuras especiales que penetran en el interior de las células del huésped y absorben directamente el alimento a partir de la mismas. La penetración, particularmente en el caso de parásitos de las hojas, se realiza con frecuencia directamente a través de las células protectoras externas como las de la epidermis. Ello se logra gracias a la acción de enzimas especiales segregados por los extremos del micelio y capaces de disolver las substancias de las paredes celulares hasta conseguir un lugar de penetración para el micelio. Una vez en el interior de lo tejidos del huésped, estos parásitos suelen desarrollar órganos especiales para la absorción del alimento de las células vivas, siendo muchos los parásitos que penetran en las mismas células y van absorbiendo el alimento sin causarles la muerte. Con este fin las puntas del micelio están especializadas, adquiriendo la forma de sacos más o menos redondeados o en forma de bolsa denominados ***haustorios***.

En las plantas parásitas con flores como la cúscuta (fig. 5-1, *B*) y el muérdago, son raíces pluricelulares muy modificadas las que penetran en el interior de los tejidos del huésped y llevan a cabo la absorción. Las células conductoras de estos parásitos empalman directamente con las del huésped de suerte que la relación entre ambos es muy íntima. La pipa india (fig. 5-1, *A*), aunque se la considera generalmente saprófita, obtiene sus alimentos de hongos que rodean a sus raíces. Es una planta con semillas perteneciente a la familia de la pirola.

Es un hecho bien establecido que los parásitos son frecuentemente muy perjudiciales para sus huéspedes: 1) Son capaces de extraer de ellos tal cantidad de alimentos que pueden producir una grave desnutrición del huérped que no dispone de alimento suficiente para proseguir su desarrollo. A consecuencia de ello el huésped ofrece un escaso desarrollo o incluso puede morir; 2) la presencia del parásito puede estimular un extraordinario crecimiento de determinadas regiones del huésped, originándose así varios tipos de deformidades, como tumefacciones, agallas, tumores y «escobas de bruja»; 3) pueden expulsar productos de desecho

Escaneado con CamScanner

altamente perjudiciales, corrientemente denominados toxinas, envenenando así al huésped hasta causarle la muerte o por lo menos la de alguno de sus órganos, y 4) pueden penetrar y desorganizar las células o su contenido directamente, causando la muerte de los tejidos en zonas más o menos extensas. En general, los efectos de los parásitos vegetales sobre sus huéspedes vegetales son completamente comparables a los efectos que los parásitos vegetales o animales producen a sus huéspedes animales. Síguese de ello que las plantas pueden enfermar igual que los animales y que el hombre, habiéndose desarrollado una rama de la botánica denominada patología vegetal. En los Estados Unidos cada estación experimental del estado cuenta con uno o más especialistas cuya obligación consiste en investigar estas enfermedades y tratar de ponerles remedio.

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tacna 250 - Magdalena

Escaneado con CamScanner

Escaneado con CamScanner

Raíces aéreas de una orquídea tropical.

6. Raíces

CARACTERÍSTICAS GENERALES

Rasgos distintivos. La raíz es aquella parte del vegetal que generalmente crece hacia abajo en el interior del suelo, determinando la fijación de la planta y la absorción del agua y de las sales inorgánicas en ella disueltas. No obstante, las raíces no son necesariamente órganos subterráneos. Las «raíces apoyos» del maíz y las «raíces aéreas» de las orquídeas son ejemplos de raíces que permanecen de ordinario total o parcialmente fuera del suelo. Por el contrario, algunos tallos modificados como los rizomas y tubérculos, son normalmente subterráneos. Estas excepciones indican que las raíces no pueden distinguirse de los tallos en lo que

Escaneado con CamScanner

se refiere exclusivamente a su posición en relación con el suelo. Su distinción se basa, ante todo, en diferencias estructurales tanto externas como internas. A diferencia de los tallos, las raíces no suelen llevar hojas ni yemas, no aparecen divididas en nudos y entrenudos. Sin embargo, en determinadas condiciones, pueden desarrollar yemas adventicias que originan brotes con hojas. Estos brotes se producen muy irregularmente y a menudo con profusión cuando las raíces de algunos vegetales como los chopos, la locusta negra, el «Osage orange» *(Toxylon pomiferum)* y el manzano, quedan al descubierto o se hallan cerca de la superficie del suelo. Una de las características propias de la raíz que no se encuentra en ninguna parte del vegetal es la de llevar una formación protectora denominada cofia o pilorriza que rodea protegiéndolo al extremo de la raíz. La disposición de los tejidos internos de las raíces jóvenes constituye asimismo un rasgo característico importante de estos órganos.

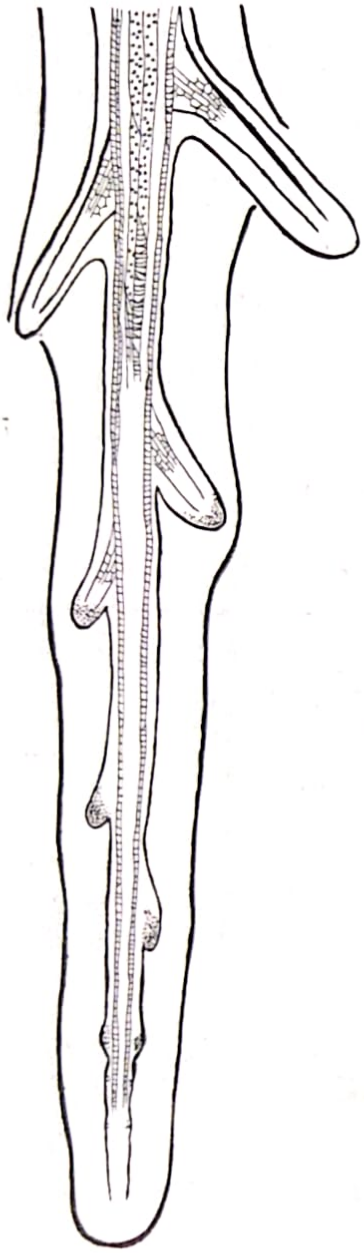


FIG. 6-1. Diagrama representativo del origen de las raíces secundarias en la lechuga de agua *(Pistia* sp.); las ramificaciones situadas hacia la parte superior de la figura son más viejas y presentan una ligera diferenciación de las células, que conducirá al desarrollo de los tejidos conductores; el córtex de la raíz principal aparece roto por las ramificaciones más viejas; los elementos vasculares que presentan espesamientos espiralados cerca de la punta, van mostrando gradualmente la disposición escalariforme y punteada hacia la región más vieja.

Tipos de raíces. Según el tamaño y el orden de desarrollo, las raíces pueden clasificarse en ***primarias, secundarias*** o ***laterales,*** y ***adventicias.*** Pueden asimismo clasificarse en ***pivotantes, fasciculadas*** o ***fibrosas*** y ***carnosas.***

Raíces primarias y secundarias. La primera raíz que origina una semilla al germinar se dirige generalmente hacia abajo, recibiendo el nombre de ***raíz primaria*** (fig. 6-6). Las ramas de esta raíz primaria se denominan ***raíces secundarias*** o ***laterales.*** Se originan éstas den-

Escaneado con CamScanner

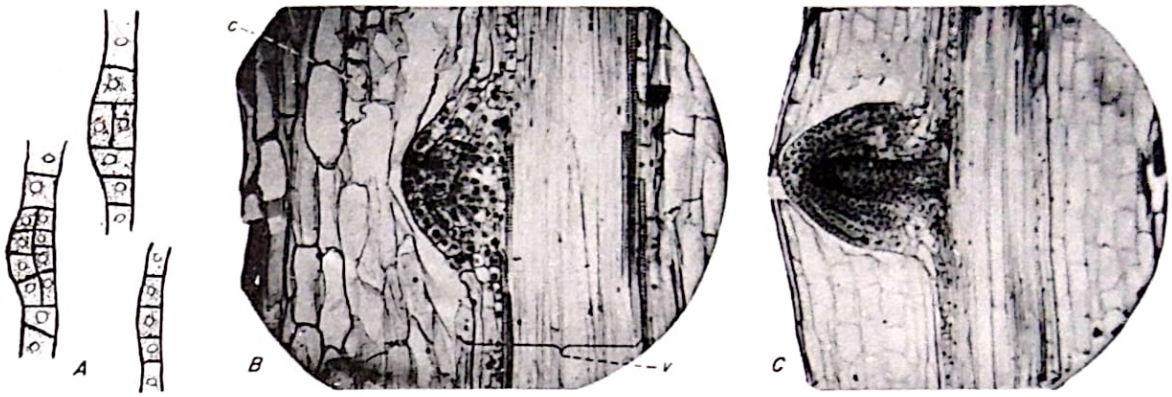


FIG. 6-2. Fases sucesivas en el desarrollo de una raíz secundaria. *A*, origen del primordio de la raíz secundaria en el periciclo de la raíz primaria; *B*, *C*, desarrollo del joven ápice radical que va abriéndose paso a través del tejido cortical circundante de la raíz primaria; *c*, tejidos del córtex; *v*, cilindro vascular.

tro del cilindro vascular, en un tejido parenquimatoso denominado ***periciclo*** (figs. 6-1, 6-2). Se forma aquí una región de crecimiento que determina la formación de un ápice de raíz joven, cuya punta está dirigida hacia fuera. Esta raíz secundaria se abre paso por entre los tejidos corticales alcanzando de este modo el suelo y penetrando en él.

Raíces adventicias. Muchos tallos de gramíneas desarrollan raíces en sus nudos si los tallos están tumbados; los tallos cortados de algunas plantas herbáceas como el geranio, coleus, clavel, y los tallos de un año del sauce (figura 6-3, *A*), del chopo, y del rosal, desarrollan raíces si se colocan en arena húmeda o en agua, y análogamente las hojas de algunas plantas como *Begonia* y *Bryophyllum* (fig. 4-26) «echarán raíces» cuando se encuentren en condiciones favorables. Todas las raíces así formadas se consideran ***raíces adventicias.*** En los cereales, las raíces adventicias desarrolladas en la unión de la raíz con el tallo de la plántula y, a veces, en los primeros nudos del tallo, se convierten en las raíces principales de la planta.

Raíces axonomorfas o pivotantes, fibrosas y carnosas. Si la raíz primaria permanece la más larga del vegetal y prosigue su crecimiento en dirección hacia abajo, convirtiéndose en la raíz principal, y todas las demás se ramifican a partir de ella, se la denomina ***raíz pivotante*** (fig. 6-3, *C*). Las ambrosías, la bardana, el diente de león, el roble y el nogal americano, poseen raíces pivotantes bien desarrolladas. Las plantas monocotiledóneas carecen generalmente de las mismas, en su lugar se forman numerosas y finas raíces todas ellas aproximadamente de igual tamaño, conocidas con el nombre de ***raíces fibrosas*** o ***fasciculadas*** (fig. 6-3, *B*). En este caso ninguna de las raíces es la mayor. Muchas gramíneas, el llantén y otras plantas poseen raíces fibrosas. En algunas, como las remolachas (fig. 6-4, *A*), rábanos y nabos, las raíces adquieren gran tamaño debido al almacenamiento de alimentos en su interior. Estas raíces se llaman

Escaneado con CamScanner

FIG. 6-3. A, esqueje de sauce mostrando el desarrollo de raíces adventicias a partir del tallo; *B*, raíces fibrosas del plantaje de hojas anchas *(Plantago major)*; *C*, joven planta de ambrosía con raíz pivotante. *(Dibujos de Elsie M. McDougle.)*

raíces carnosas y en la mayoría de los casos son raíces pivotantes. En otras plantas como la *Dahlia* y el boniato, son varias las raíces carnosas y reciben en ocasiones el nombre de ***raíces arracimadas*** (fig. 6-4, *B*).

Dirección y extensión del crecimiento de las raíces. Cuidadosos estudios han demostrado que la extensión del desarrollo de la raíz de las plantas comunes es a menudo muy grande. En muchos casos las raíces son efectivamente mucho más largas, se extienden más y son de mayor peso que los brotes de la misma planta (fig. 6-5). Se ha comprobado, por ejemplo, que un sólo sistema radical del maíz, cubre una extensión de más de 6,5 metros cúbicos de suelo y colocadas sus raíces unas a continuación de otras alcanzaron una longitud de 402 m. Muchos factores diferentes influyen sobre la dirección y extensión del desarrollo de las raíces. La especie a que pertenece el propio vegetal es de por sí de gran importancia. En igualdad de condiciones, nadie esperará que el sistema radical de un roble se parezca al de una habichuela, o que el del diente de león se asemeje al del maíz. Muchas de las plantas comunes poseen sistemas radicales que penetran a profundidades de 0,91 m a 1,22 m. No obstante, se ha comprobado que la alfalfa posee en algunos casos raíces que alcanzan profundidades de cerca de 9,5 m.

Escaneado con CamScanner

Numerosos factores externos o ambientales influyen en la determinación de la dirección y extensión del crecimiento de las raíces. Entre ellos se cuentan la gravedad, la luz, la temperatura, la textura del suelo, los minerales y sales que en éste se encuentran, el contenido en oxígeno, y la humedad. Toda raíz se halla sometida simultáneamente a la acción de cada uno de dichos factores y el crecimiento real alcanzado es la resultante de la acción combinada de todos ellos.

En respuesta a la acción de la gravedad, las raíces tienden generalmente a crecer hacia abajo, fenómeno conocido con el nombre de ***geotropismo positivo*** (fig. 9-15). Cuando algunas raíces se hallan expuestas a una iluminación unilateral, crecen alejándose de la luz, comportamiento denominado ***fototropismo negativo.*** La mayoría, sin embargo, parecen ser indiferentes a la luz en lo que concierne a la dirección del crecimiento. La luz afecta indirectamente a la extensión de los sistemas radicales al suministrar a los brotes la energía para la fotosíntesis.

De esta manera se fabrican alimentos que son llevados a las raíces y utilizados por ella en su desarrollo. Las raíces se extienden en aquellas direcciones en que la temperatura es más favorable para su crecimiento, mostrando así un ***termotropismo positivo***. Las raíces se desarrollan mejor en un suelo poco compacto y mejor en un suelo abonado que en un suelo pobre. Los abonos que contienen nitrógeno y fósforo parecen estimular el desarrollo de la raíz. Como que, en general, se abonan únicamente las capas superficiales del suelo, se provoca con ello un mayor desarrollo radical en dicha zona, lo cual puede resultar perjudicial en caso de sequía prolongada.

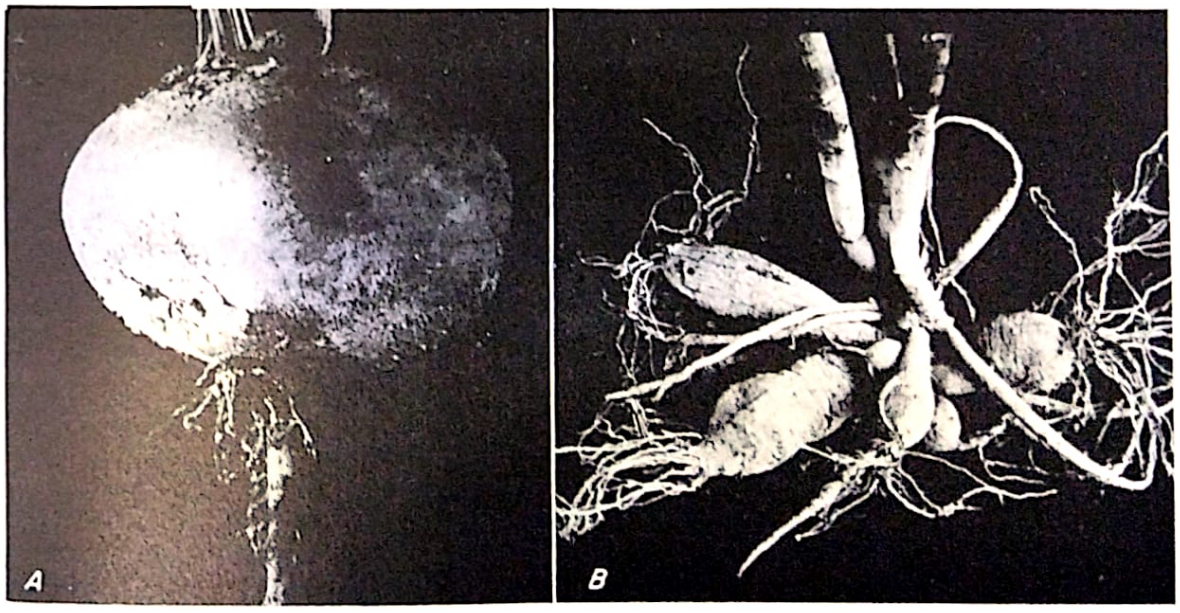


FIG. 6-4. *A*, raíz pivotante carnosa de la remolacha; *B*, raíces arracimadas de *Dahlia*.

Escaneado con CamScanner

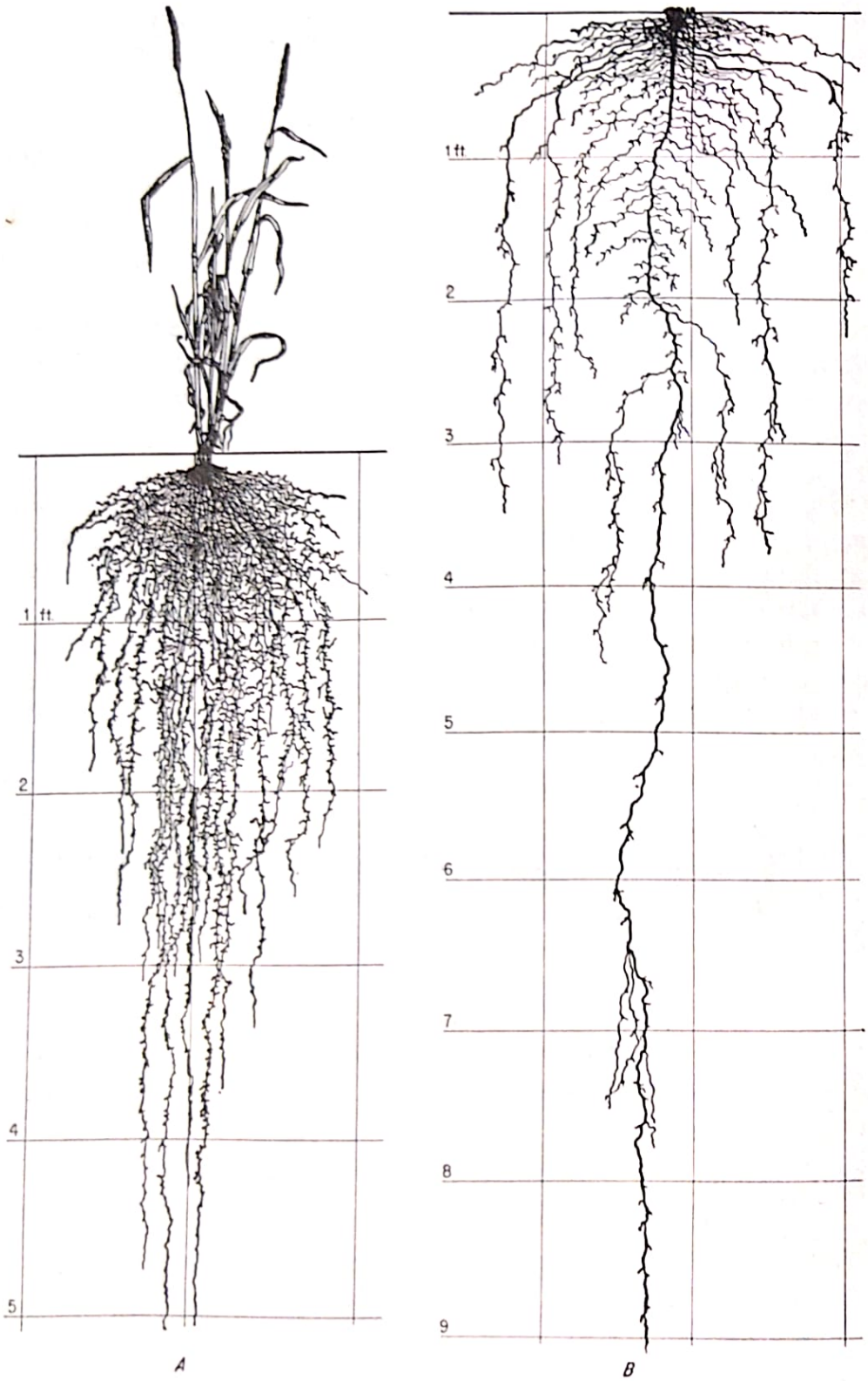


FIG. 6-5. *A*, sistema radical fibroso del trigo; *B*, sistema radical pivotante del trébol rojo; los números indican la profundidad del suelo en pies. *(De J. E. Weaver, Root Development of Field Crops. McGraw-Hill Book Company, Inc., Nueva York, 1926.)*

Escaneado con CamScanner

Las raíces deben disponer del oxígeno necesario para la respiración, siendo ésta necesaria a su vez para que pueda tener lugar el crecimiento. Experimentos llevados a cabo con numerosos vegetales han demostrado que el crecimiento cesa cuando se suprime el oxígeno substituyéndole ya sea por otro gas o por agua. La cantidad de oxígeno necesaria para el desarrollo varía con las especies. Así se ha encontrado que el crecimiento de las raíces de los cactos se inhibe cuando la concentración de oxígeno queda reducida del 12 al 15 por 100, pero las raíces del mesquite siguen creciendo cuando el contenido de oxígeno en el aire situado a su alrededor es sólo del 2 por 100. Las raíces que se extienden a grandes profundidades o que se encuentran en suelos encharcados o muy compactos sufrirán probablemente la falta de oxígeno.

Las raíces no buscan el agua pero continúan creciendo en la dirección de máxima humedad. Son, por consiguiente, ***hidrotrópicas positivas.*** La humedad es un factor importante en el determinismo de la dirección, profundidad de penetración y extensión lateral de las raíces. En general, cuanto menor es la cantidad de lluvia, menor es la penetración y mayor la extensión lateral de las raíces. Inversamente allí donde las precipitaciones son abundantes y la mayor parte de la lluvia penetra en el suelo siendo el nivel freático bajo, se encontrarán las raíces más largas y con mayor penetración en el interior del suelo. En las regiones desérticas, las plantas anuales raras veces penetran a profundidades mayores de 20 cm con mayores desarrollos en los 5 a 7 cm superiores. En las regiones semidesérticas de las praderas occidentales de los Estados Unidos se ha visto que las plantas de la «bayoneta española» *(Yucca)* poseen raíces de sólo 46 cm de profundidad, pero con una extensión lateral de 9 y más metros. La profundidad de penetración del promedio de las plantas del «Middle Western» de los Estados Unidos se calcula en 0,91 a 1,22 m. La tabla siguiente da nueva información relativa a los sistemas radicales de diferentes clases de plantas.

Pelos radicales. Han sido ya indicados con anterioridad diversos caracteres externos que diferencian las raíces de los tallos, como son la carencia por parte de la raíz de hojas, yemas normales, nudos y entrenudos. Los caracteres externos de las raíces jóvenes se observan bien en las plántulas. Al germinar las semillas, la primera formación que aparece es la raíz. Las raíces de este tipo son generalmente órganos cilíndricos blancos o incoloros con el ápice más o menos redondeado o puntiagudo (fig. 6-6). El propio ápice está recubierto por un tejido a modo de dedal al que se da el nombre de cofia.

Zona pilífera. A varios milímetros por encima de la cofia se encuentran una multitud de pelos blancos dirigidos hacia fuera en disposición radial, alrededor de la raíz (fig. 6-6), denominados ***pelos radicales***. Los más cortos son los más próximos a la cofia y su tamaño va aumentando a medida que se alejan de la misma hasta alcanzar el máximo de longitud. La zona recubierta por dichos pelos recibe el nombre de ***zona pilífera.*** Más allá de la misma no se observa ningún pelo. Esta disposición se explica por el hecho de que en las inmedia-

Escaneado con CamScanner

Extensión de diferentes sistemas radiales [1]

Planta	Máximo		Tipo de sistema radical	Suelo y localidad
	Prof., en metros	Extensión en metros		
Poa pratensis . . .	2,74	0,30	fibroso	Praderas
Centeno salvaje . .	0,61 a 0,91	0,45 a 0,61	fibroso	Praderas
Silphium.	2,74 a 4,27	0,91 a 1,22	pivotante	Praderas
Trigo de primavera.	1,42	0,30	fibroso	Marga arcillosa. Nebraska
Maíz	2,44	1,22	fibroso	Loess. Nebraska
Alfalfa	3,05 a 6,10		pivotante	Marga arcillosa. Nebraska
Patata.	0,61 a 1,40	0,30 a 0,61	fibroso	Loess. Nebraska
Col.	1,52	1,07	fibroso	Nebraska
Fresal.	0,91	0,30 0,61	fibroso	Marga arcillosa. Nebraska
Guisante	0,91 a 0,92		fibroso	
Calabaza.	1,83	1,52 a 5,31	pivotante y fibroso	Nebraska
Tomate	0,91	0,91 a 1,22	fibroso	Ithaca, N. Y.

[1] Datos de J. E. Weaver, *Root Development of Field Crops*, McGraw-Hill Book Company, Inc., Nueva York, 1926, y J. E. Weaver y W. E. Brumer, *Root Development of Vegetable Crops*, McGraw-Hill Company, Inc., Nueva York, 1927.

ciones del ápice de la raíz se van formando continuamente nuevos pelos, mientras que en la región más vieja de la zona pilífera los pelos mueren y desaparecen. Por consiguiente, la zona pilífera va desplazándose continuamente hacia adelante, siguiendo el ritmo de desarrollo del ápice de la raíz. Puesto que los pelos radicales son quizás los órganos más importantes relacionados con la absorción, es necesario considerarlos con detalle.

Estructura de los pelos radicales. Cuando se observan al microscopio, los pelos radicales aparecen como excrecencias muy delicadas e incoloras. Cada pelo es en realidad una prolongación hacia el exterior de una célula epidérmica (figuras 6-7, 7-4). Las membranas exteriores de las células epidérmicas de esta región son muy delgadas y finas. Debido a ello es posible que los pelos radicales se formen por evaginación de las células epidérmicas motivada por la presión de turgencia interior. Las delicadas membranas externas del pelo radical están parcialmente constituidas por substancias pécticas de naturaleza gelatinosa lo que les permite adherirse a las partículas del suelo y absorber el agua y las sales en disolución. El protoplasma de la célula constituye el contenido vivo del pelo radical, emigrando generalmente hacia el interior del mismo, el núcleo de la célula epidérmica. El citoplasma del pelo radical se encuentra generalmente adosado a la membrana y actúa a modo de membrana plasmática. El interior del pelo radical está ocupado por una gran vacuola o a veces por diversas vacuolas que contienen una

Escaneado con CamScanner

solución de sales orgánicas e inorgánicas. Esta estructura está adaptada a la absorción del agua por medio de la ósmosis.

Crecimiento y desarrollo de los pelos radicales. Los pelos radicales crecen perpendicularmente a la superficie de la célula en que se originan. En general se alargan hasta entrar en contacto con alguna substancia sólida, como una partícula del suelo, a la que se adosan aplanándose con objeto de presentar la máxima superficie absorbente posible y entrando así en contacto con la película de agua que rodea a dicha partícula. Como resultado de esta respuesta al contacto con las partículas del suelo, los pelos radicales adquieren formas muy irregulares adhiriéndose tan tenazmente a las partículas del suelo que es imposible arrancar una planta del suelo sin dejar tras de sí muchos de sus pelos radicales. Esta es la razón de que las plantas arrancadas del suelo y trasplantadas se marchiten, a menos que la superficie de transpiración se reduzca gracias a la poda para compensar la reducción de superficie absorbente.

FIG. 6-6. Plántulas de mostaza en las que se observa la zona de los pelos radicales situada a escasa distancia por detrás de la punta de la raíz primaria.

No es raro encontrar de 200 a 300 pelos radicales por milímetro cuadrado de epidermis en la zona pilífera. La longitud de los pelos oscila de 0,1 a 10 mm y su diámetro medio es de alrededor de 0,01 mm. El gran número de pelos radicales y sus dimensiones hacen que la superficie absorbente de las raíces aumente de cinco a dieciocho veces. El tamaño efectivo y la intensidad de formación de pelos radicales dependen de las condiciones bajo las cuales se formen. De estas condiciones, la clase de planta, la temperatura, la humedad, la cantidad de oxígeno disponible y la concentración de varios minerales en la solución del suelo son probablemente las más importantes. Una raíz con crecimiento lento posee generalmente mayor densidad de pelos radicales por unidad de área de epidermis que otra de crecimiento rápido.

Se conoce desde hace tiempo que un suelo saturado suprime el desarrollo de pelos radicales. Algunas plantas como *Anacharis* y *Acorus* no desarrollan en

Escaneado con CamScanner

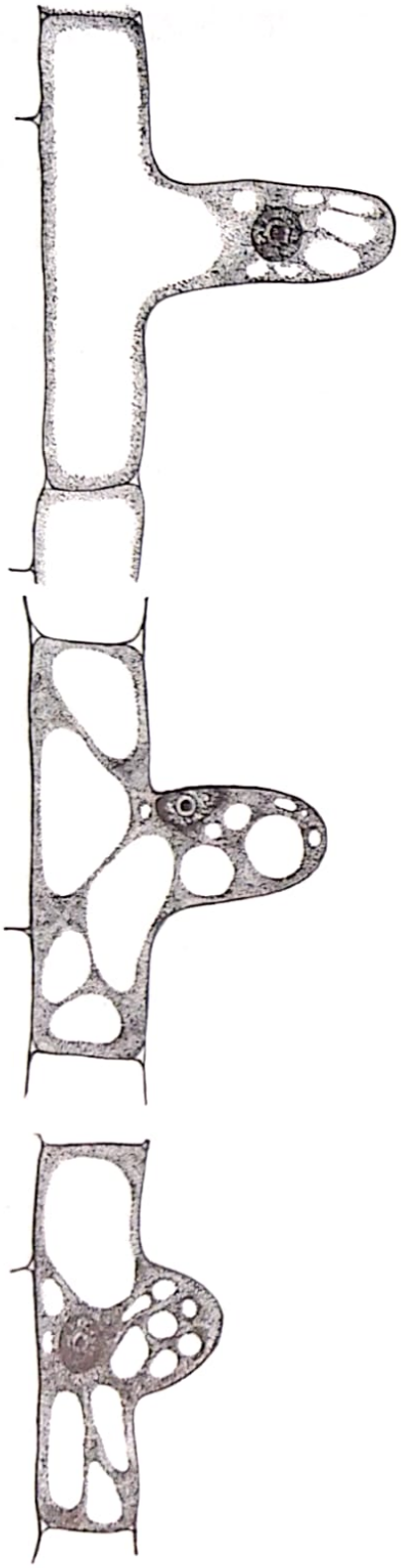


FIG. 6-7. Células epidérmicas de la raíz mostrando el desarrollo de pelos radicales. *(Dibujo de Helen D. Hill.)*

absoluto ningún pelo radical cuando sus raíces están sumergidas en agua; otras, como el maíz, el trigo, la calabaza y el guisante, desarrollan pelos radicales en el agua, pero no tan bien como cuando las raíces crecen en un suelo bien aireado. Unas pocas plantas como la lenteja de agua, y el nenúfar amarillo no forman nunca pelos radicales. Una concentración elevada de la solución del suelo suprime el desarrollo de los pelos radicales. En general, la mayor parte de las plantas desarrollan mejor los pelos radicales en un suelo húmedo bien aireado.

Duración de los pelos radicales. En general, los pelos radicales viven sólo unos cuantos días o, lo sumo, unas pocas semanas. Excepción a ello constituyen los pelos radicales de la locusta de miel, del cafeto de Kentucky y del árbol del amor. Los pelos radicales de estas especies son de membrana muy gruesa y persisten, lo mismo que la epidermis radical, que dura varios meses. Se ha observado que los pelos radicales de algunas compuestas persisten durante tres años.

Regiones de la raíz. En una sección longitudinal de una raíz pueden observarse fácilmente diversas regiones (figuras 6-8, 6-9). Desde el ápice hacia la base de la raíz se distinguen: la ***cofia,*** la ***zona de proliferación celular,*** la ***zona de alargamiento de las células,*** la ***zona de diferenciación,*** la ***zona de los tejidos primarios*** y, por último, en algunas raíces, la ***zona de los tejidos secundarios.***

La ***zona pilífera*** comienza en la zona de alargamiento y se extiende por la zona de los tejidos primarios alcanzando su pleno desarrollo en esta última. Estas diversas regiones o zonas de la raíz no

Escaneado con CamScanner

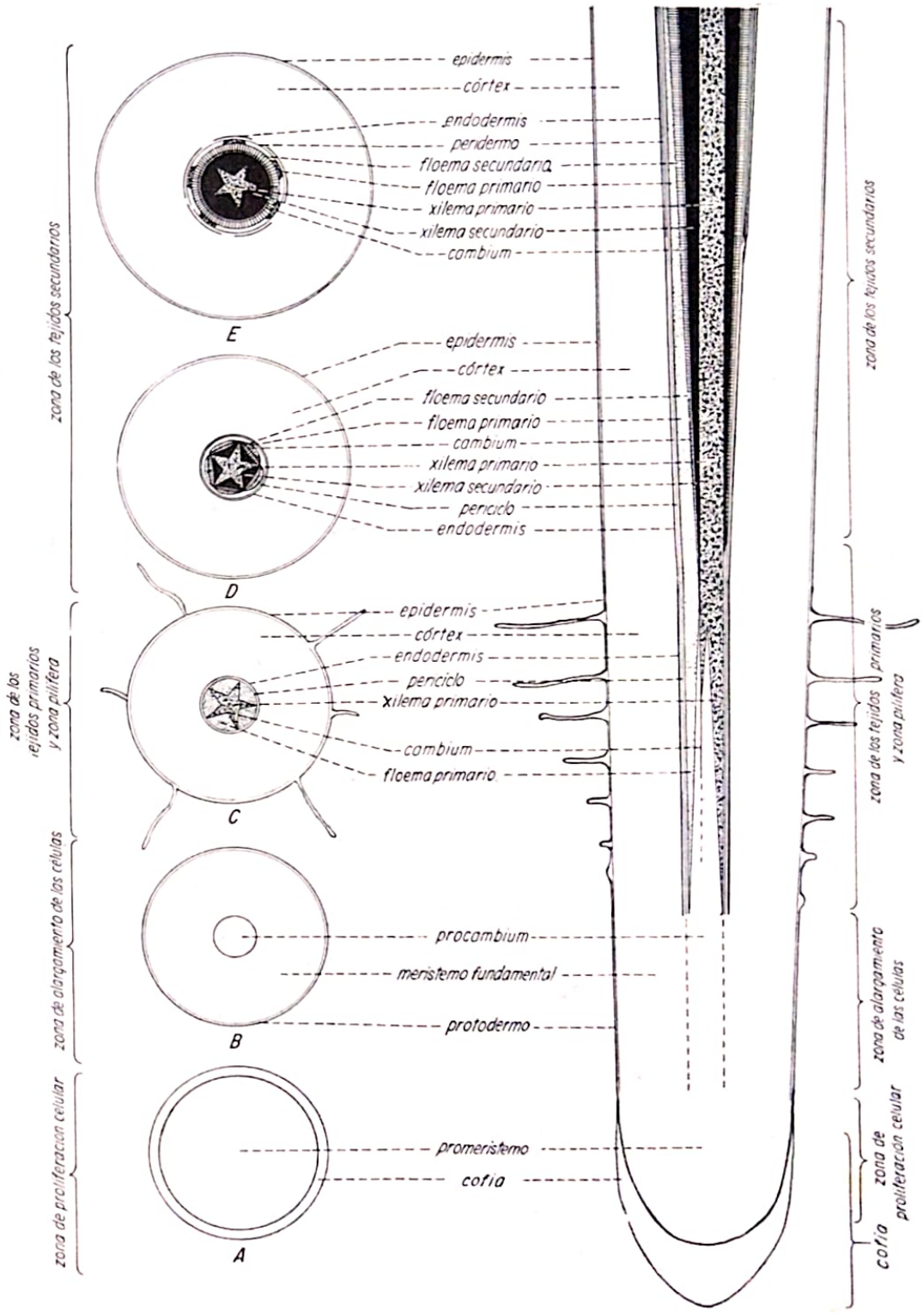


FIG. 6-8. Diagrama representativo del origen y disposición de los tejidos primarios y secundarios en una raíz joven de una planta dicotiledónea; sección longitudinal de la raíz a la derecha y cortes transversales a diferentes distancias de la punta *(A-E)* a la izquierda. *(Dibujo por Florence Brown.)*

Escaneado con CamScanner

se diferencian completamente de manera brusca sino que pasan gradualmente de una a otra.

La cofia. Esta formación (fig. 6-9) se encuentra prácticamente en todas las raíces excepto en las de la mayoría de plantas acuáticas, pero nunca se observa en cualquier otro órgano vegetal. Está formada por un tejido flojo constituido por una masa de células, en forma de dedal, que actúa a modo de gorro o capa protectora para el punto vegetativo de la raíz. Puede originarse de diversos modos. Sea cual fuere el método de formación de la cofia, en todos los casos se incorporan a ella ciertos tejidos especiales de la propia raíz. Estas adiciones reemplazan las células externas de la cofia que continuamente van destrozándose y desprendiéndose al ir siendo empujada la raíz a través del suelo. Las membranas de las células exteriores de la cofia se gelatinizan en ocasiones dando lugar a una substancia mucilaginosa que contribuye a aminorar la fricción.

Zona de proliferación celular. Por debajo de la cofia y protegida por ella se encuentra el activo ***protomeristemo*** o ***meristemo apical*** de la raíz (fig. 6-9). Esta región es la que constituye la zona de proliferación celular. Todas las células del protomeristemo son iguales. Son células parenquimatosas relativamente pequeñas con citoplasma muy denso y núcleos grandes en relación con el tamaño de la célula. Estas últimas se encuentran en estado de división activa, de-

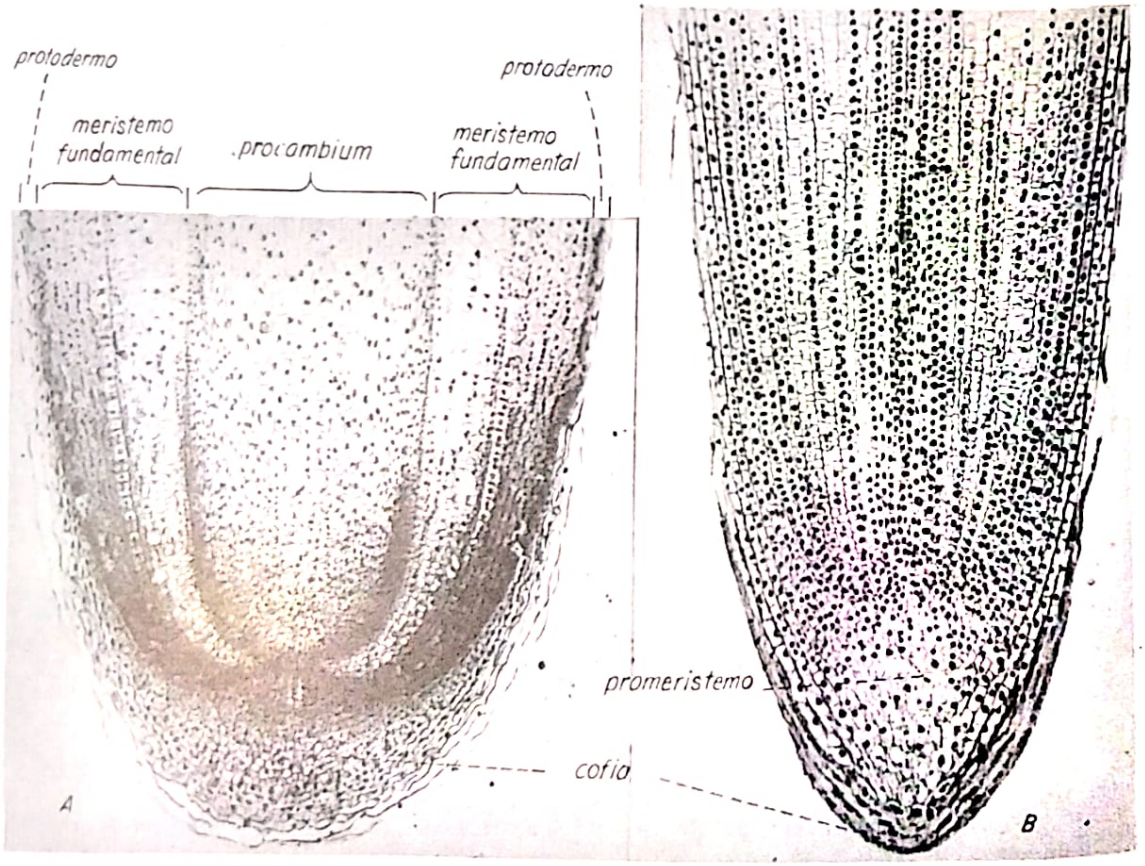


FIG. 6-9. Secciones longitudinales de puntas de raíces. *A, vainilla; B, cebolla.*

Escaneado con CamScanner

terminando el alargamiento de la raíz por adición de nuevas células. Al irse formando éstas, se alargan, y el protomeristemo es empujado adelante conservando su posición inmediatamente por detrás de la cofia.

Zona de alargamiento de las células. Inmediatamente por detrás de la zona de proliferación celular se encuentra la zona de alargamiento de las células (fig. 6-8). No está separada bruscamente de la primera sino que, en general, pueden distinguirse en ella tres regiones diferentes, representando los primeros cambios de forma de las células derivadas del protomeristemo (figs. 6-8, *B*; 6-9, *A*). Estos tejidos son el ***protodermo*** que más tarde dará lugar a la epidermis; el ***meristemo fundamental,*** que originará un tejido más o menos extenso situado por debajo de la epidermis, denominado córtex, y el ***protocambium*** que da lugar a la región central de la raíz o cilindro vascular. Como quiera que estos tejidos siguen diferenciándose deben considerarse todavía como meristemáticos. La zona de proliferación celular, junto con la zona de alargamiento de las células, constituyen la región de crecimiento efectivo o zona de alargamiento de la raíz. Es importante advertir que esta región de la raíz es muy corta, sólo de unos pocos milímetros (de 1 a 10 mm) de longitud (fig. 6-10), en comparación con la zona de alargamiento del tallo, que generalmente mide varios centímetros.

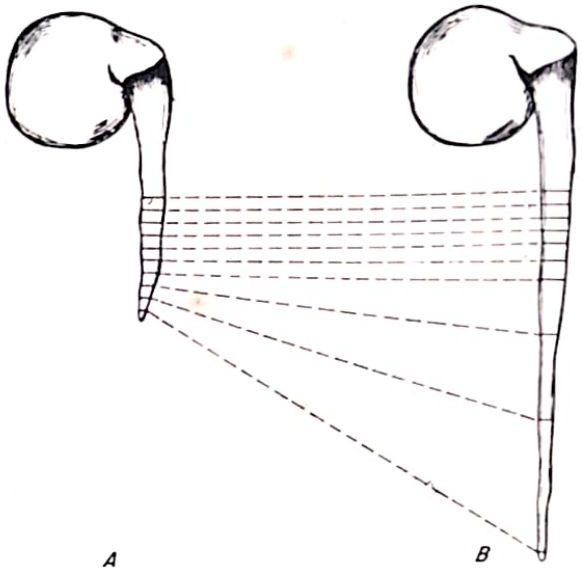


FIG. 6-10. Región de crecimiento de la raíz. *A*, raíz en la que se han trazado divisiones milimétricas; *B*, la misma raíz 24 horas más tarde. *(Dibujo de Florence Brown.)*

Zona de diferenciación. Con el tiempo, las células van adquiriendo gradualmente las características propias de la madurez, dando con ello lugar a la existencia de la ***zona de diferenciación.*** En ellas, por primera vez, algunas de las células están ya lo suficientemente diferenciadas para que puedan reconocerse en ellas las características propias de los tejidos permanentes a los que por último darán lugar. Ello es así para la epidermis y para el córtex. Los pelos radicales se desarrollan a partir de la epidermis. En el cilindro vascular, tanto el floema como el xilema se reconocen en parte. El primer xilema que se diferenciará, denominado ***protoxilema*** *(protos,* primero u original) aparece en uno o dos puntos, en diferentes radios cercanos al límite externo del cilindro central. El primer floema, denominado ***protofloema,*** aparece en forma de grupos de pequeñas células alternando con las células del protoxilema. La parte central de la raíz permanece todavía indiferenciada en dicha zona.

Escaneado con CamScanner

Zona de los tejidos primarios. La zona de diferenciación pasa gradualmente a la de los tejidos primarios (fig. 6-8, *C*). Se les llama así porque se diferencian directamente a partir del meristemo apical. En esta zona de la raíz es donde los pelos radicales alcanzan su completo y final desarrollo. No existe ya ningún nuevo aumento de longitud de la raíz en esta región ni en regiones más viejas de la misma.

Zona de los tejidos secundarios. En las dicotiledóneas y gimnospermas toda la parte más vieja de la raíz situada por detrás de la zona de los tejidos primarios constituye la zona de los tejidos secundarios, así llamada porque en ella tiene lugar la incorporación de tejidos secundarios a los primarios ya existentes. Estos tejidos secundarios se desarrollan gracias a la actividad del cambium y determinan el aumento de diámetro de la raíz. Serán descritos más tarde. En las partes más viejas de esta zona los pelos radicales han dejado ya de funcionar debido a la aparición de un tejido secundario suberoso impermeable que se desarrolla en las regiones exteriores de la raíz. En las plantas monocotiledóneas no existe, en general, una zona de tejidos secundarios.

LA DIVISIÓN CELULAR EN LAS RAÍCES

La punta de las raicillas jóvenes proporciona un excelente material para el estudio de la división celular. Una sección longitudinal de una raíz en esta zona revela la existencia de células en todos los estados de división, razón por la cual este punto será tratado aquí. La exposición que sigue se aplica no sólo a las raíces sino a todas las partes de la planta que se encuentran en estado de crecimiento, por lo que tiene lugar en ellas la división celular.

La división celular es una parte importante y fundamental de los procesos de crecimiento y reproducción de los organismos vivientes. En el desarrollo de un organismo, vegetal o animal, las células que se encuentran en una parte u órgano determinados aumentan de tamaño y después de cierto tiempo se dividen. En la mayoría de las células vegetales, la división afecta tanto al núcleo como al resto de la célula. En primer lugar se divide el núcleo mediante un proceso denominado ***mitosis***. Generalmente, pero no siempre, esta división va acompañada de la del citosoma y seguida de la formación de una membrana celular que separa a los dos nuevos protoplastos.

Mitosis. El término de mitosis se refiere de manera definida y exclusiva al proceso de división del núcleo de las células en crecimiento de los organismos vivos. Dicha palabra procede de la combinación de otras dos griegas, *mitos*, hilo, y *osis*, estado o condición. Con ello se refiere al estado alargado y filamentoso de los cromosomas y a las fibras del huso visibles en ciertas fases del proceso de la división (figs. 6-11 a 6-13). El estudio de la estructura y del comportamiento de los cromosomas tiene una gran significación debido a ser los portadores de

Escaneado con CamScanner

las unidades hereditarias denominadas genes de una célula a otra en vegetales y animales. Aunque la mitosis es un proceso continuo, pueden distinguirse en ella ciertos estadios o fases en la división del núcleo. Son éstas la *profase*, *metafase*, *anafase*, *telofase* e *interfase* (figs. 6-11 a 6-13). Estas fases no constituyen períodos separados y distintos del proceso, sino estadios sucesivos del mismo, pudiendo compararse con las fases cambiantes de la luna.

Profase (del griego, *pro*, antes o primero, y *phasis*, fase). Aplícase esta denominación a la primera fase de la mitosis o división nuclear, o sea a la aparición preliminar del núcleo después de iniciada la división y antes de terminada la misma. Durante la profase, desaparecen la membrana nuclear y los nucléolos, que son unas pequeñas formaciones características de los núcleos en algunos estados de su desarrollo. Los cromosomas aparecen en el núcleo como una masa apelotonada de filamentos alargados y cada uno de ellos está hendido longitudinalmente en dos mitades, formando dos partes mutuamente enrolladas y reunidas en un punto. La partición de los mismos es preliminar a la separación de las mitades de cromosomas en un estadio ulterior de la división nuclear. Cada una de las mitades constituye una ***cromátida.*** Aquí la terminación *ida* significa «derivada de» o «descendiente de», literalmente «hijo de». Así, la cromátida es la hija o hijo de un cromosoma, y generalmente se le llama cromosoma hijo. La región de unión de las dos cromátidas, el ***centrómero,*** puede ocupar cualquier posición a lo largo de la cromátida, salvo, no obstante, el mismo extremo.

Normalmente, la posición del centrómero es constante para cada cromátida o cromosoma. No obstante, la ruptura y reestructuración de las partes puede alterar la posición del centrómero. Un cuidadoso examen revela la existencia en cada cromátida por lo menos de un filamento interior, llamado ***cromonema*** (plural *cromonemata*). Generalmente se encuentran al mismo tiempo dos filamentos o cromonemata en cada cromátida. Este filamento central, o cromonema, ha sido también designado genonema, puesto que se admite que es el portador de los genes o unidades hereditarias. De la misma manera que cromosoma significa cuerpo coloreado, cromonema significa filamento coloreado, de las palabras griegas *chromat*, color, y *nemat*, hilo. En ambos casos la palabra *chrom* hace referencia a la afinidad de estas estructuras para los colorantes nucleares utilizados en los estudios citológicos. Los cromonemata contienen los genes, o unidades hereditarias, y su comportamiento durante las divisiones nucleares es importante para la distribución del material hereditario a las células.

En el transcurso de la profase, los cromosomas con sus cromátidas se hacen más cortos y gruesos. Debido a que la matriz de los cromosomas en la profase tardía y durante las fases siguientes tiene cierta afinidad para determinados colorantes, denominados colorantes nucleares, los rasgos característicos de los cromosomas pueden observarse más fácilmente bajo el microscopio. Al avanzar la división, los cromosomas van desplazándose hacia el centro del huso que se

Escaneado con CamScanner

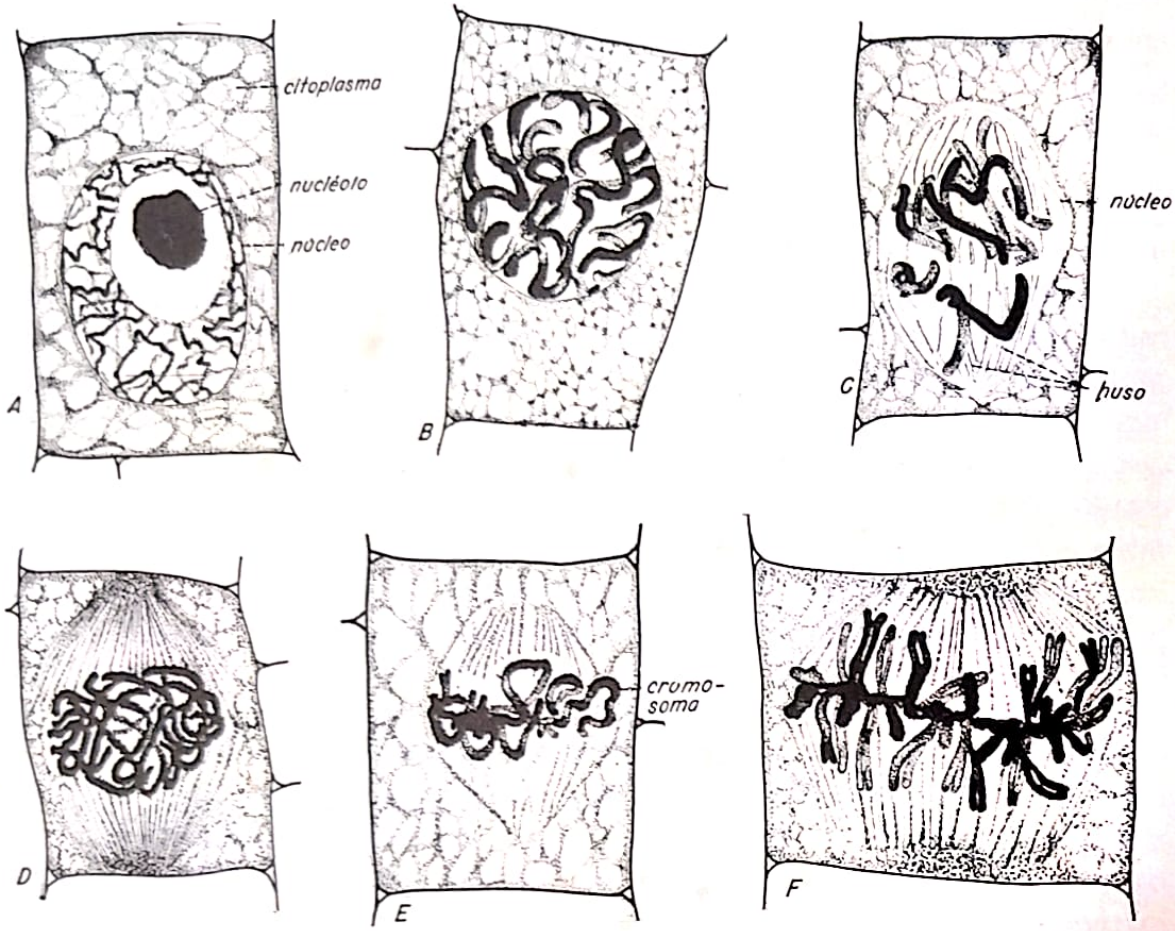


FIG. 6-11. Mitosis en células del ápice de la raíz. *A-D*, estadios de la profase; *E-F*, estadios de la metafase; *A*, profase temprana; *B*, profase media con la formación de los cromosomas; *C*, profase tardía, desaparición de la membrana nuclear y formación del huso; *D*, profase tardía, el huso se hace aparente y los cromosomas se agrupan hacia el ecuador del huso, no se observa ya la membrana nuclear; *E*, metafase temprana, los cromosomas se hallan situados definitivamente en el ecuador del huso; la división de los cromosomas puede observarse en algunos casos; *F*, metafase tardía, los cromosomas agrupados en el ecuador del huso; cada cromosoma muestra una clara hendidura longitudinal.

está formando (fig. 6-11, *C*, *D*). Este acontecimiento señala el término aproximado de la profase o primer estadio de la división nuclear.

Metafase (del griego *meta*, más tarde, y *phasis*, fase). La metafase significa literalmente fase tardía, es decir, siguiente a la profase que la ha precedido en la división nuclear.

Durante los primeros momentos de la metafase la membrana nuclear desaparece completamente y el huso de división con sus polos se hace muy aparente, flotando al parecer libremente en el citoplasma de la célula. El huso tiene muchas fibras visibles, algunas de las cuales se extienden de polo a polo. Otras presentan una disposición más radial y parecen terminar en el citoplasma adyacente (figs. 6-11, *F*; 6-12, *A*). En algunos casos, particularmente en las células de algunos animales, pueden observarse en los polos del huso a los ***asteres***, cada cual con su ***centríolo*** o corpúsculo central y muchas fibras radiales. Los

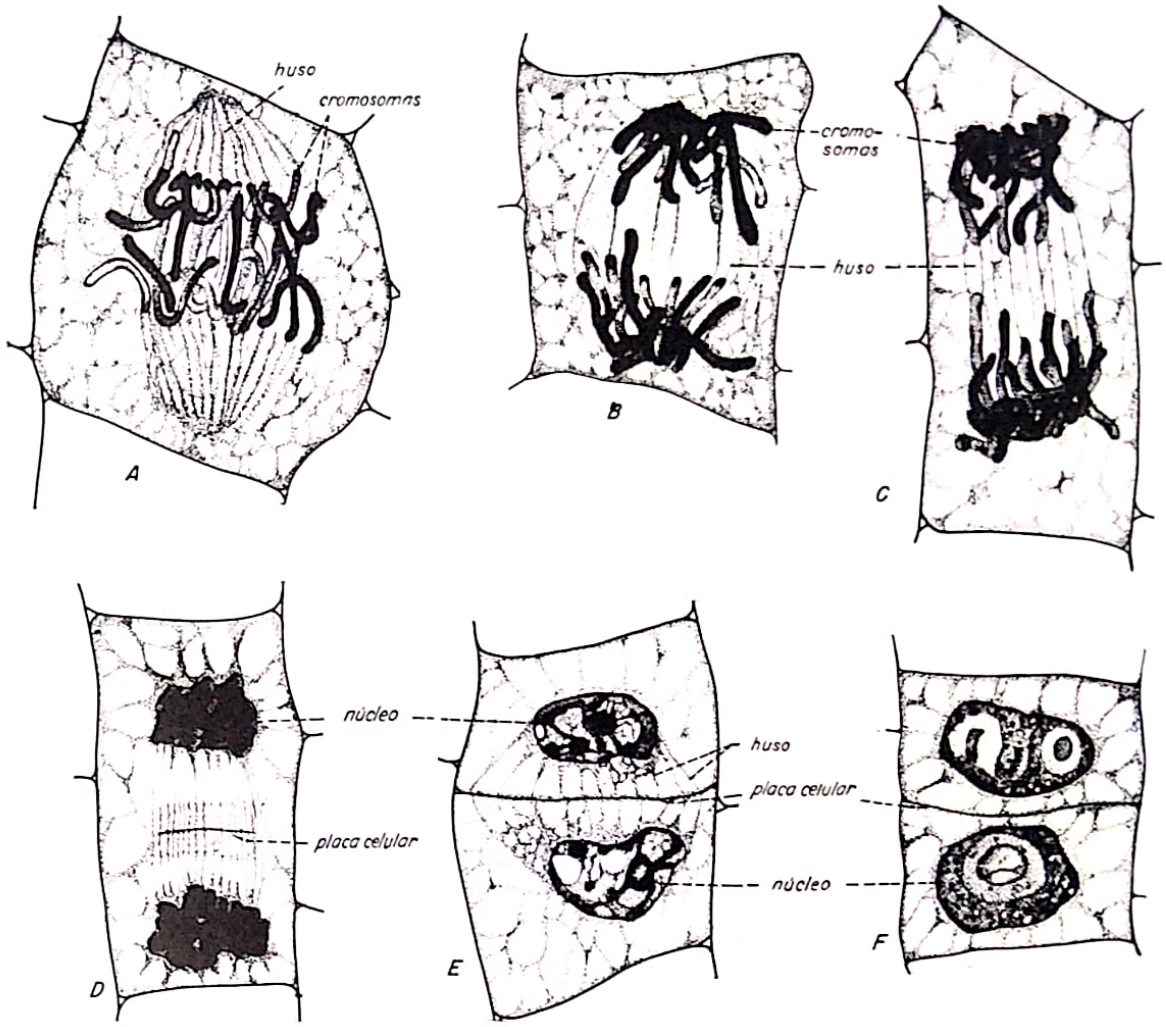


FIG. 6-12. Mitosis (continuación). *A-B*, anafase; *C-F*, telofase; *A*, anafase temprana; las mitades separadas de los cromosomas se dirigen desde el ecuador hacia los polos del huso; *B*, anafase tardía; la mayoría de los cromosomas han alcanzado ya los polos del huso; *C*, telofase temprana; los cromosomas agrupados en cada uno de los polos del huso; *D*, telofase algo más avanzada; los cromosomas apretujados en los polos antes de la formación de la membrana nuclear; la placa celular inicia su formación en el ecuador del huso; *E*, telofase tardía; la membrana nuclear está ya formada alrededor de los nuevos núcleos; el huso comienza a desaparecer; la división celular queda ultimada con la formación de una nueva membrana a partir de la placa celular; *F*, dos nuevas células formadas como consecuencia de la mitosis.

asteres se hallan generalmente ausentes en las células de los vegetales superiores, observándose, en cambio, en la división de las células reproductoras de los vegetales inferiores.

Al ir avanzando la metafase, los cromosomas con sus cromátidas se desplazan hacia el centro del huso, situándose en el plano ecuatorial del mismo con los centrómeros y los brazos de los cromosomas en posición radial hacia afuera y en todas direcciones. En esta fase puede observarse la división de los

Escaneado con CamScanner

cromosomas (figs. 6-11, *F*). En una sección transversal, el huso aparece generalmente como un círculo con los cromosomas dispuestos en la periferia del mismo. No obstante, puede existir una considerable variación en la posición de los cromosomas en el huso. La orientación de los cromosomas en la placa ecuatorial del huso de división señala aproximadamente el final de la metafase.

Anafase (del griego *ana*, movimiento, posiblemente regreso, y *phasis*). La anafase es, por consiguiente, el estadio del movimiento, debido especialmente al desplazamiento de las cromátidas separadas hacia los polos del huso y su final reunión en dos nuevos núcleos. Al principio de la anafase se divide el centrómero que reúne a las dos cromátidas de cada cromosoma; las cromátidas o cromosomas hijos se van separando y cada una de ellas emigra hacia uno de los dos polos del huso. La distribución equitativa de los cromosomas hijos hacia los dos polos conserva en las células hijas el número de cromosomas característico del organismo.

En esta fase ciertas fibras del huso parecen estar fijadas a cada una de las cromátidas en la región del centrómero. El punto de unión de la fibra del huso recibe diversos nombres pero más corrientemente el de centrómero. Las partes del cromosoma situadas a ambos lados del centrómero se denominan brazos. Las fibras del huso parecen ayudar o guiar a las cromátidas en su desplazamiento hacia los polos del huso después de su separación en el ecuador. Al dirigirse hacia los polos, generalmente la región de la cromátida donde está situado el centrómero está más próxima al polo que el resto del cromosoma y dirigida hacia el mismo, con los brazos extendidos hacia atrás en dirección al ecuador. Si el centrómero está situado hacia el centro de la cromátida, el cromosoma adopta forma de V. En otros casos la cromátida emigrante adopta forma de J o de gancho. Cuando las cromátidas, o cromosomas, como puede designárseles de nuevo ahora, alcanzan los polos, puede considerarse que ha concluido la anafase.

Telofase (del griego *telos*, fin o final, y *phasis*). La telofase constituye la fase terminal de la mitosis y los fenómenos que en ella se realizan son los contrarios de los que tuvieron lugar en la profase. Muy al principio de la telofase de las células vegetales puede observarse la aparición de una placa celular en la región ecuatorial del huso que separará a las dos nuevas células. El material que constituye dicha placa parece depositarse al principio en el centro del huso, extendiéndose gradualmente después hacia las membranas de la célula en división. En los comienzos de esta fase los cromosomas que se han desplazado desde el ecuador hacia los polos del huso de división tienden a reunirse en dichos polos, formando una masa ovalada o esférica de hilos apelotonados. Los cromosomas van perdiendo gradualmente su identidad visible. Al avanzar la telofase se forma una membrana nuclear alrededor de cada uno de los dos núcleos hijos así formados y aparece en cada uno de ellos la red de cromatina, o retículo, característica del núcleo en reposo. Mientras tanto reaparecen de nuevo los nucléolos

Escaneado con CamScanner

Interfase

Profase

Metafase

Cromosoma hendido

Anafase

Huso anafásico

Anafase

Telofase

Células hijas

FIG. 6-13. Mitosis en la raíz del jacinto. *(Microfotografías por D. A. Kribs.)*

Escaneado con CamScanner

característicos del organismo. Con la organización de los dos núcleos nuevos termina la telofase o último estadio de la mitosis.

Citocinesis. El término de citocinesis se aplica a la división del cuerpo celular, o citosoma. Generalmente, esta división va asociada con la división nuclear, realizándose de manera distinta en los animales que en los vegetales. En éstos dicho fenómeno se cumple mediante el desarrollo de una membrana, iniciado con la formación de la placa celular en el ecuador del huso de división en la telofase de la mitosis. La placa celular, iniciada en el centro del plano ecuatorial va creciendo hasta alcanzar las membranas laterales de la célula madre, dividiendo al citosoma en dos mitades aproximadamente iguales. En las células animales la citocinesis se realiza en virtud de una estrangulación que comienza en los dos lados de la célula madre y va avanzando hacia el centro hasta que entran en contacto con las dos invaginaciones laterales, quedando separadas de este modo las dos células hijas.

Interfase (del griego *inter*, entre, y *phasis*). En una exposición de la mitosis es poco lo que hay que decir a propósito de la interfase. Constituye ésta la fase o período, en la historia del núcleo, comprendida entre dos divisiones sucesivas. Es el estado metabólico o de crecimiento del núcleo, quiescente entre dos divisiones, por lo que ha sido denominado «estadio de reposo» o núcleo en reposo. En una interfase típica, la célula posee un núcleo provisto de membrana nuclear, nucléolos, y una red o retículo de cromatina, constituida por los cromosomas poco visibles.

Amitosis o división nuclear directa. Este método de división celular es poco frecuente y parece darse únicamente en células degeneradas o en células que desempeñan una función nutritiva especial. El rasgo esencial de la amitosis es la división del núcleo por estrangulación cerca de su parte central. En la amitosis no existen fases mitóticas ni formación de huso acromático y tampoco se forman membranas celulares. El núcleo es comprimido simplemente en dos partes por la constricción, con lo que la célula queda binucleada o multinucleada. La amitosis raras veces se presenta en tejidos en crecimiento.

ANATOMÍA DE LAS RAÍCES

Los tejidos primarios. Los rasgos anatómicos generales de una raíz joven pueden estudiarse bien en una sección transversal (figs. 6-8, 6-14 a 6-17). Los tejidos primarios, derivados directamente de los meristemos apicales, son la ***epidermis, córtex, endodermis, periciclo, protofloema, metafloema, cambium, protoxilema*** y ***metaxilema.*** Los tejidos centrales, limitados exteriormente por la endodermis, constituyen el ***cilindro vascular.***

La ***epidermis*** está formada generalmente por una sola capa de células parenquimáticas, que constituyen el tejido más externo de la raíz. Muchas células

Escaneado con CamScanner

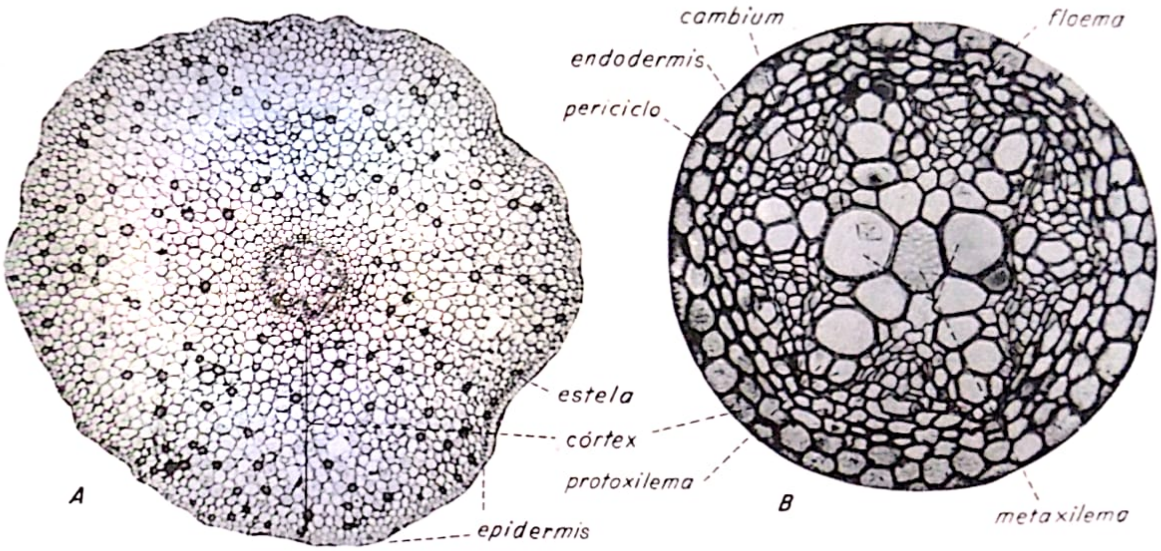


FIG. 6-14. Cortes transversales de raíz de *Ranunculus*. *A*, sección completa en la que se observan los tejidos primarios; *B*, porción central aumentada de *A*.

epidérmicas desarrollan pelos radicales, los cuales, según se indicó anteriormente, son meras excrecencias epidérmicas. El ***córtex*** es un tejido fundamental bastante extenso situado entre la epidermis y la endodermis. Está formado por células parenquimáticas más bien grandes y de muchas caras, a veces casi redondeadas y a menudo con muchos espacios intercelulares. El córtex funciona al principio interviniendo en el transporte del agua y substancias minerales desde los pelos radicales al xilema, pero luego constituye principalmente un tejido de reserva cuyas células están a menudo repletas de granos de almidón.

La ***endodermis*** de las raíces es un tejido bien desarrollado y muy aparente. Generalmente está formado por una sola capa de células que constituyen el límite interno del córtex. Cuando están completamente diferenciadas, sus células son frecuentemente de membranas mucho más gruesas que las células corticales. En sección transversal presentan generalmente sección ovalada, siendo las membranas radiales más gruesas que las tangenciales. Las membranas radiales y transversales de estas células se caracterizan por la presencia de una banda suberificada o lignificada de espesor variable, que rodea generalmente a la célula, llamada ***banda de Caspari.*** Las células de la endodermis situadas al lado de los puntos de formación del protoxilema son generalmente las últimas que se diferencian, facilitando así el paso directo a través de las delgadas membranas tangenciales del xilema del agua y las substancias minerales absorbidas por los pelos radicales y llevados a continuación al córtex.

A continuación de la endodermis y situado exteriormente al xilema y al floema, constituyendo la capa más externa del cilindro vascular, se encuentra el ***periciclo,*** formado por una o más capas de células parenquimáticas. A menu-

Escaneado con CamScanner

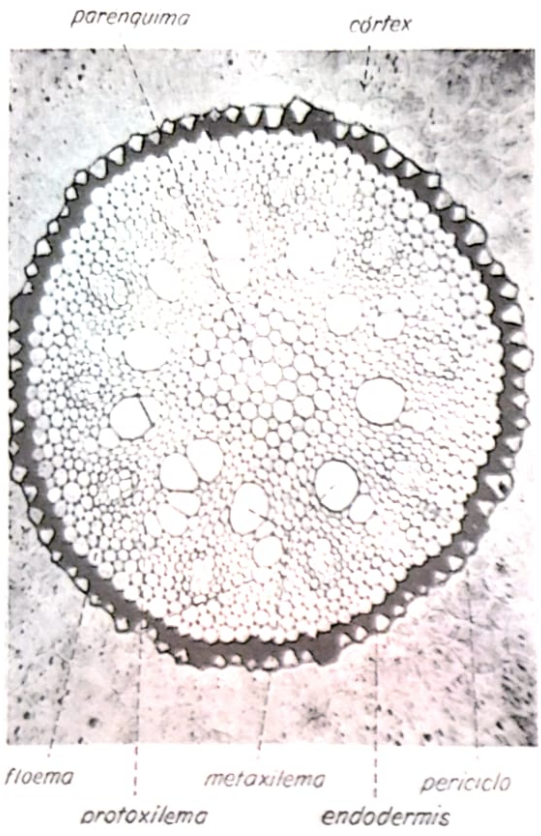


FIG 6-15. Porción estelar de una raíz joven de *Smilax*, planta monocotiledónea, en la que se observan los tejidos primarios.

do el periciclo de las raíces está formado por una única capa de células. Aunque no sea tan aparente como la endodermis, es un tejido muy importante en las raíces, debido a que las raíces secundarias se originan en las células del periciclo, y a que da lugar en muchos casos al cambium suberoso o felógeno.

El xilema ocupa el centro del cilindro vascular y se extiende hacia afuera en dos, tres, cuatro, cinco o más radios del periciclo. Según sea el número de estos radios, la disposición del xilema se califica de ***diarca, triarca, tetrarca, pentarca,*** etc. El primer xilema que se diferencia es el ***protoxilema,*** constituyendo las puntas de dichos radios. Más tarde maduran las células de xilema situadas más hacia el centro, uniéndose los radios y constituyendo el ***metaxilema.*** El protoxilema y el metaxilema juntos constituyen el ***xilema primario.*** En algunas raíces en las que el metaxilema no se diferencia hasta el mismo centro, como ocurre en las monocotiledóneas y en las gimnospermas, queda una región central de células parenquimáticas indiferenciadas (fig. 6-15). Esta disposición del xilema, con el protoxilema exterior al metaxilema, se denomina ***exarca*** y es característica de todas las raíces. Las clases de células que forman el xilema fueron descritas ya al tratar de la célula (págs. 48 y 49). Una de las principales funciones del xilema es el transporte hacia arriba del agua y de las substancias inorgánicas absorbidas del suelo por las raíces. Este transporte hacia arriba se realiza a través de las traqueidas y de los vasos, los cuales han perdido su contenido celular originario, por lo que son células muertas, realizando sus funciones de manera completamente pasiva y mecánica. El xilema contiene asimismo fibras leñosas que desempeñan funciones de soporte y robustecimiento de la raíz.

En cada uno de los ángulos formados por el xilema dispuesto en forma de estrella existe un grupo de células algo menores y de paredes más delgadas que constituyen el ***tejido floemático primario.*** La parte externa de este tejido, próxima al periciclo, es la primera en diferenciarse por completo, siendo denominada ***protofloema,*** mientras que la parte interna es el ***metafloema.*** El pro-

Escaneado con CamScanner

tofloema y el metafloema no se distinguen tan fácilmente como el protoxilema y el metaxilema. El floema interviene principalmente en el transporte de los alimentos fabricados, que tiene lugar a través de los tubos cribosos ya descritos en el capítulo sobre la célula.

En las dicotiledóneas y gimnospermas las regiones del floema están separadas de las del xilema por células parenquimáticas indiferenciadas de paredes delgadas, una capa de las cuales, que conserva su carácter meristemaico, constituye el ***cambium vascular.*** En una sección transversal de la raíz este cambium aparece en el xilema y entre los brazos del mismo en forma de estrella, separándolo del floema. Las células del cambium continúan dividiéndose y originan los tejidos secundarios del cilindro vascular. En las plantas monocotiledóneas no existe cambium.

El esqueleto vascular de un vegetal recibe el nombre de ***estela.*** El cilindro vascular de la raíz se llama ***protoestela*** con disposición radial de tejidos. Este tipo de estela es característico de todas las raíces.

Tejidos secundarios; crecimiento en espesor de las raíces. El aumento de diámetro de las raíces se realiza, por un lado, debido al aumento de tamaño de las células ya presentes y de otro por adición de nuevas células. Muchas de las células que entran a formar parte de la estructura de las porciones más viejas de la raíz están más o menos especializadas y ya no se dividen para dar lugar a nuevas células. De los tejidos primarios sólo las células del cambium y el periciclo continúan dividiéndose ordinariamente dando lugar a nuevos tejidos, a los que dar el nombre de tejidos secundarios. En general, los ***tejidos primarios*** *son los derivados directamente de los meristemos apicales,* mientras que los ***tejidos secundarios*** *son los que resultan de las actividades del cambium o de tejidos vivos que estaban ya completamente diferenciados.* En general, existen dos tipos principales de tejidos secundarios en las raíces de las dicotiledóneas y gimnospermas: los ***tejidos secundarios del cilindro vascular*** y el ***peridermo.***

Tejidos secundarios del cilindro vascular. De todas las células de los tejidos primarios, el cambium vascular y el periciclo son los únicos que permanecen en estado de meristemos y por lo tanto siguen dividiéndose. El primero se halla situado entre el floema y el xilema, y mediante la división de sus células, se añaden nuevas células tanto al floema como al xilema. Por consiguiente, ambos tejidos aumentan de tamaño, pero el último se desarrolla con mucha mayor rapidez que el primero hasta que finalmente el xilema secundario rellena los sectores comprendidos entre los brazos radiales del xilema originariamente ocupados por el floema primario (figs. 6-8, 6-16). Las células del floema son así empujadas hacia fuera, hasta que finalmente la región del xilema aparece completamente circular en sección transversal. El cambium se hace completamente continuo en este desarrollo, apareciendo en la sección transversal de la raíz como una capa continua de células situada entre el xilema y el floema. De modo seme-

Escaneado con CamScanner

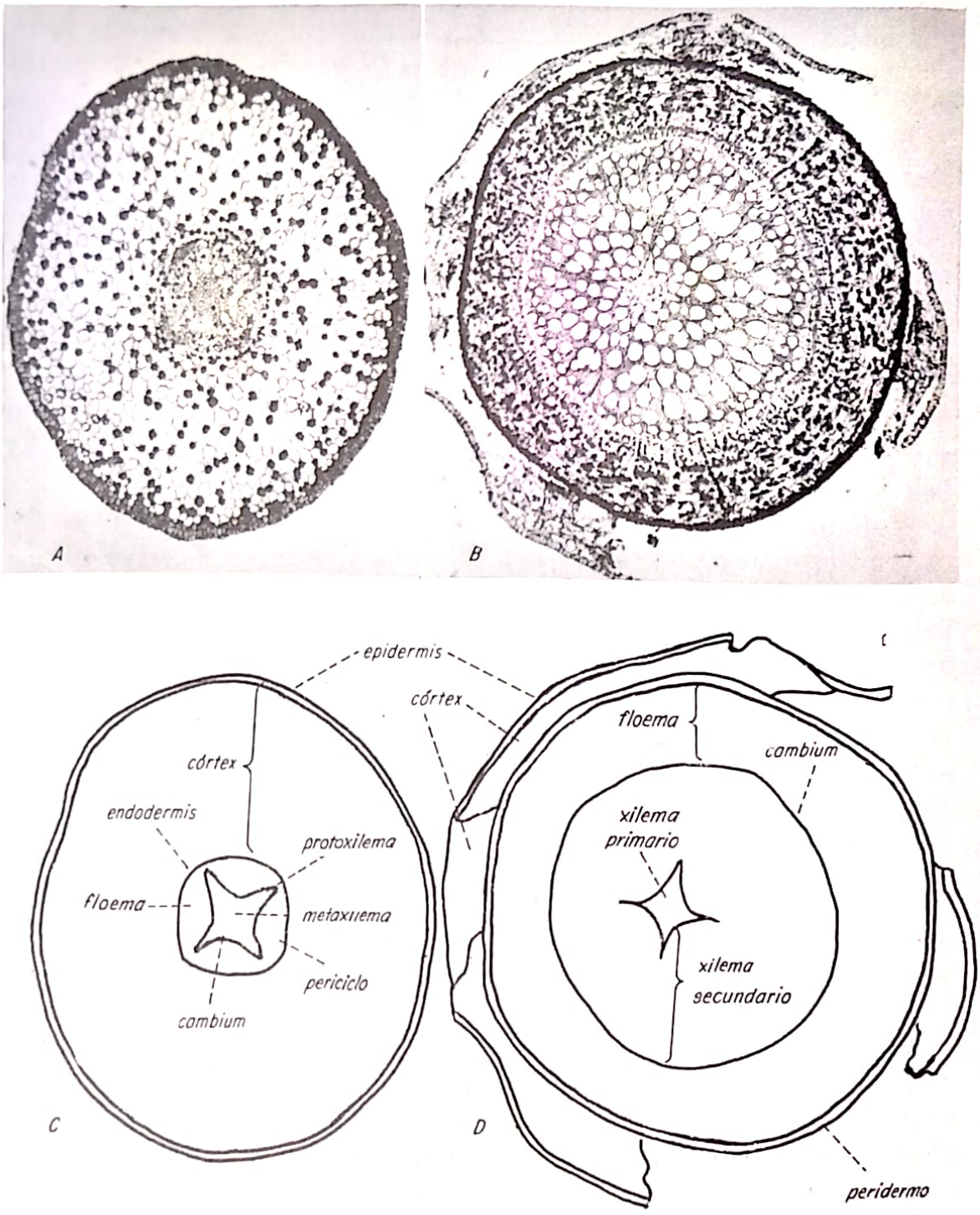


FIG. 6-16. Secciones transversales de raíces de *Salix*. *A*, raíz joven, muy aumentada, en la que se observan únicamente tejidos primarios; *B*, raíz de un año, menos aumentada que *A*, mostrando tejidos secundarios. La epidermis, el córtex y la endodermis están rasgados a consecuencia de la expansión interna, no siendo ya discernible la epidermis. *C*, *D*, diagramas de *A* y *B*, respectivamente, indicando los tejidos. *(Microfotografías por D. A. Kribs.)*

Escaneado con CamScanner

jante el floema que primeramente constituía sólo grupos de células situados entre los brazos radiales del xilema, se convierte ahora en un cilindro continuo de tejido situado por fuera del xilema. Todos los tejidos situados por fuera del floema son empujados hacia fuera en virtud de este desarrollo.

Puesto que este aumento se realiza anualmente en las raíces perennes, síguese de ello que cada año se forma una cierta cantidad de nuevo xilema o tejido leñoso, con lo que la raíz llega a presentar en una sección transversal los mismos anillos leñosos anuales característicos de los troncos leñosos.

Las monocotiledóneas, desprovistas de cambium, carecen de verdadero crecimiento secundario en espesor de este tipo, y en general la estructura de las raíces de las monocotiledóneas es completamente distinta de las propias de las dicotiledóneas y gimnospermas. La mayor parte del aumento en espesor de las raíces de las monocotiledóneas se realiza por el aumento de tamaño de las células de sus tejidos primarios, pero en unas pocas especies más o menos leñosas existe un tipo especial de espesamiento secundario.

El peridermo. En muchas raíces, mientras el cilindro vascular va aumentando de tamaño por la incorporación de tejidos secundarios, se forma un nuevo tejido secundario, generalmente en el periciclo. Las células del periciclo comienzan a dividirse, y cuando lo hacen, el periciclo se transforma en un nuevo meristemo lateral denominado ***felógeno*** o ***cambium suberoso.*** Generalmente, el felógeno permanece como una sola capa de células, y nuevas capas de éstas se añaden tanto hacia fuera como hacia dentro a consecuencia de sus divisiones. Las formadas hacia fuera, próximas a la endodermis y al córtex, constituyen el ***felema*** o ***corcho.*** Las formadas hacia dentro constituyen el ***felodermo,*** y al tejido completamente nuevo constituido por el felema, felógeno y felodermo, se le da el nombre de ***peridermo*** (fig. 6-16, *B*). Las células del felodermo son parenquimáticas y permanecen vivas y activas. Las células del felema se suberizan, lo que las impermeabiliza prácticamente, y mueren al alcanzar la madurez, formando una capa protectora casi impenetrable alrededor de la parte externa de la raíz. Generalmente en las raíces se forma relativamente más felodermo que corcho.

Cuando el peridermo está completamente desarrollado, la epidermis con sus pelos radicales, y el córtex, mueren desapareciendo gradualmente de manera que en las raíces viejas el peridermo constituye el tejido más exterior. Evidentemente la absorción del agua y substancias minerales por parte de las raíces viejas de este tipo está reducida a un mínimo. A medida que la raíz va aumentando de diámetro, se forman nuevas capas de peridermo en el floema y las capas más externas se arrugan y desgarran como ocurre con la corteza de los troncos de los árboles. Sin embargo, los tejidos muertos exteriores de la raíz, por el hecho de estar bajo tierra, suelen pudrirse.

Escaneado con CamScanner

FUNCIONES DE LAS RAíCES

Las funciones de ***absorción, transporte, fijación*** y ***almacenamiento,*** son comunes a la mayoría de las raíces Muchas plantas se reproducen también vegetativamente mediante sus raíces.

Absorción y transporte. Quizás la función más importante de las raíces sea la absorción del agua y substancias inorgánicas. Puesto que las plantas superiores crecen casi exclusivamente sobre tierra firme, necesitan estar en contacto directo con las reservas de agua y substancias inorgánicas existentes en el suelo. Sólo las raíces más jóvenes de una planta intervienen de ordinario en la absorción. Por regla general, la mayor parte del agua y de las substancias inorgánicas absorbidas por la planta lo son por medio de las raíces que cuentan sólo unas pocas semanas o a lo sumo un año de edad, independientemente de la edad del vegetal. El xilema de la raíz se continúa con el del tallo, y por este medio el agua y las substancias inorgánicas son distribuidas por todo el vegetal.

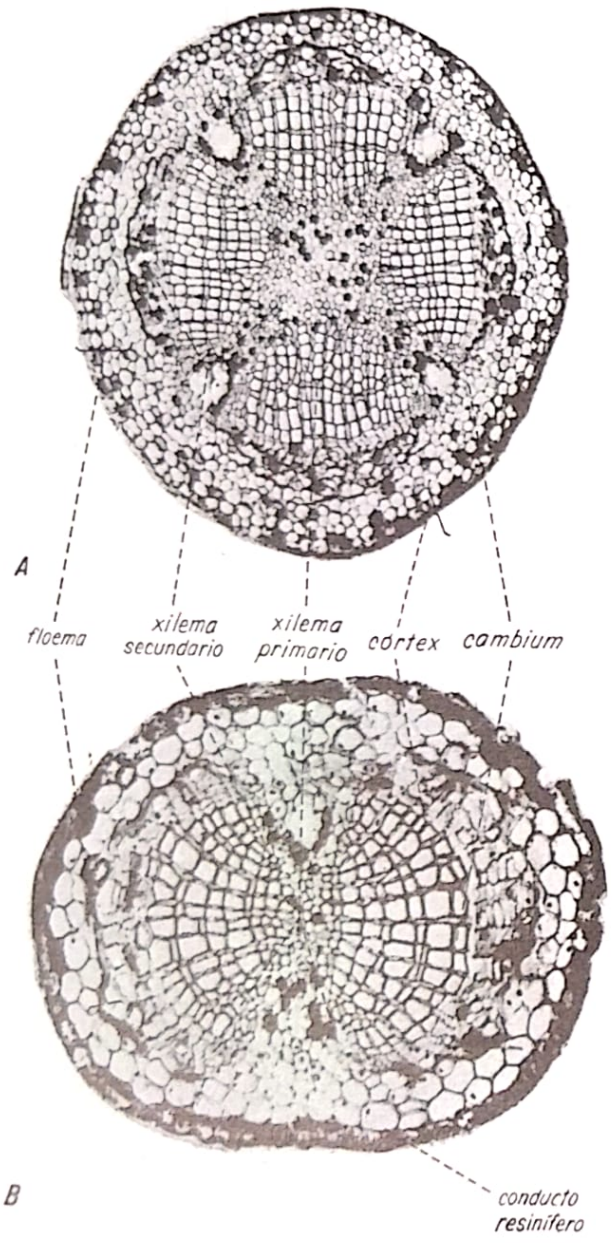


FIG. 6-17. Secciones transversales de raíces de pino con tejidos secundarios. *A*, diarca; *B*, tetrarca.

Fijación. Las raíces sirven para soportar el tallo y también para fijarlo al suelo. Las plantas con raíces profundas quedan mejor sujetas que las que poseen raíces superficiales. Así, los árboles con raíces pivotantes no son tan fácilmente arrancados por el viento como lo son las formas con raíces superficiales.

Almacenamiento. En muchas plantas, parte del alimento fabricado por las partes aéreas es transportado hacia las raíces y al-

Escaneado con CamScanner

macenado en ellas. Este almacenamiento de alimentos es particularmente frecuente en las plantas bienales y perennes de las regiones templadas. Las bienales como la remolacha, el gordolobo y la col, forman generalmente una roseta de hojas durante el primer año de su vida, período durante el cual fabrican grandes cantidades de alimento que almacenan en las raíces. Al año siguiente estas reservas almacenadas son empleadas para desarrollar un brote hacia arriba en el que se forman flores y semillas, después de lo cual muere la planta.

Con mucha frecuencia, las raíces engruesan y se hacen carnosas debido al alimento que almacenan. Tal el caso de los boniatos, zanahorias, nabos y otras muchas plantas, la estructura interna de cuyas raíces se modifica profundamente. Muchas de estas plantas son por ello de gran importancia económica. Las raíces de muchas plantas desertícolas almacenan también agua, lo que explica parcialmente su capacidad de supervivencia en condiciones de aridez extrema.

Reproducción mediante las raíces. Muchas raíces son capaces de formar yemas adventicias que originan brotes con hojas, por lo que constituyen un medio de propagación de las plantas. En la Naturaleza, el número de casos en los que esta propiedad se presenta suele ser limitado, en cambio se emplea mucho por parte del hombre para propagar muchas especies que serían difíciles de propagar de otra forma. Así, los boniatos se desarrollan generalmente a partir de esquejes de raíz de manera análoga a como la patata lo hace a partir de cortes de tubérculo (tallo). Algunas plantas, cuando se cortan de raíz, desarrollan yemas adventicias que dan origen a nuevas plantas. Esta propiedad se utiliza para la propagación de los rosales y de otras especies. Cuando por alguna razón determinada las raíces de alguna planta quedan expuestas a la luz, suelen formarse yemas adventicias que originan plantas, como ocurre en los chopos, manzanos, locusta negra y otras.

RAÍCES ESPECIALIZADAS

Las funciones hasta ahora consideradas, son comunes a la mayoría de las raíces. Existen, sin embargo, plantas en las cuales por lo menos algunas de sus raíces están muy especializadas en la realización de alguna función determinada; puede tratarse en estos casos de alguna de las realizadas ordinariamente por las raíces o bien de alguna otra completamente distinta. En ambos casos estas raíces especializadas aparecen muy modificadas en su forma y aspecto.

Raíces almacenadoras. Un ejemplo de las modificaciones sufridas por las raíces ha sido ya señalado a propósito del almacenamiento de alimentos en las mismas.

En la remolacha aparecen sucesivas capas o anillos de cambium por fuera de la capa original. Estos anillos dan origen al xilema, al floema y a amplias bandas de parénquima que gradualmente van rellenándose de hidratos de car-

Escaneado con CamScanner

FIG. 6-18. Raíces especializadas. *A*, orquídea tropical epífita con raíces aéreas; *B*, raíces zancos de *Pandanus* sp.

bono a medida que la raíz crece. A consecuencia de todo ello la raíz adquiere un tamaño extraordinariamente grande y una consistencia carnosa.

Los mejores ejemplos de este tipo de raíces almacenadoras carnosas se encuentran entre las plantas de raíces pivotantes, de las cuales la zanahoria y el nabo constituyen ejemplos corrientes. Muchas plantas salvajes poseen también raíces carnosas almacenadoras de este tipo, lo que les permite atravesar el invierno en estado de reposo y desplegar un renovado crecimiento al llegar la primavera mediante la utilización de los grandes depósitos de alimentos constituidos el año anterior. El diente de león y la bardana poseen raíces de este tipo. En algunas plantas, son varias las raíces que se vuelven carnosas. Es el caso de las raíces arracimadas a que antes nos hemos referido. La *Dahlia* (fig. 6-4, *B*) y el boniato poseen raíces arracimadas. En este último, varias de las raíces adventicias que se forman en los nudos de los tallos que yacen sobre el suelo, se vuelven carnosas.

Raíces aéreas. Aunque las raíces son normalmente órganos subterráneos, en algunas especies se encuentran parcial o totalmente al exterior, por lo que se les da el nombre de raíces aéreas. Cuando los tallos del maíz han comenzado a crecer rápidamente, los primeros escasos nudos situados por encima del suelo dirigen hacia abajo un manojo de raíces aéreas a manera de zancos hacia el

Escaneado con CamScanner

suelo. Estas raíces contribuyen al sostenimiento del alto tallo columnar pero al propio tiempo se introducen en el suelo e intervienen en la absorción de agua y substancias inorgánicas. Estas raíces se encuentran también en *Pandanus* y en otras especies. Las raíces de este tipo se denominan a veces ***raíces de apoyo*** (fig. 6-18, *B*).

El mangle, que crece a lo largo de las costas tropicales, envía raíces desde sus ramas al agua situada por debajo. Estas raíces, formadas en gran cantidad, aprisionan la arena y otros sedimentos, lo que hace que el espacio situado entre ellas quede lleno y se forme un suelo. Por este motivo se afirma frecuentemente que el árbol «marcha dentro del mar».

La higuera de Bengala envía también raíces hacia abajo desde sus ramas, las cuales desarrollan brotes, con lo que un solo árbol puede formar pronto una arboleda.

Los mejores ejemplos de raíces aéreas o de aire se encuentran entre algunas orquídeas tropicales (fig. 6-18, *A*). Estas plantas son ***epífitas,*** es decir, viven sobre los troncos de los árboles o sobre otros soportes y absorben el agua y las substancias minerales directamente de la lluvia al caer ésta sobre sus raíces aéreas, las cuales permanecen constantemente al aire. Estas raíces poseen un tejido esponjoso cerca del exterior denominado el ***velamen,*** que les permite

FIG. 6-19. Hydrangea trepadora con raíces trepadoras especializadas. *(Dibujo de Elsie M. McDougle.)*

FIG. 6-20. Encina de California *(Quercus virginiana)* con la epífita denominada musgo español *(Tillandsia usneoides). (Fotografía cortesía de Bellingrath Gardens, Theodor, Alabama, cerca de Mobile.)*

Escaneado con CamScanner

absorber y retener el agua. En muchas de estas plantas las raíces forman clorofila y realizan la fotosíntesis, función muy rara entre las raíces.

Las ***raíces trepradoras*** de plantas como el género *Campis*, la hiedra inglesa, el zumaque venenoso y la hydrangea trepadora (fig. 6-19) constituyen también una forma de raíces aéreas. En estos casos, a lo largo de los tallos que crecen adosados a las paredes o a otros soportes, se forma gran número de dichas raíces adventicias, las cuales se aplanan sujetando firmemente el tallo al soporte. En algunas trepadoras tropicales *(Ficus)* las raíces son muy largas y a veces se enrollan alrededor de los soportes como si fuesen zarcillos.

Raíces de plantas parásitas. Un tipo muy especializado de raíz se encuentra en algunas plantas parásitas como el muérdago y la cúscuta común. Las semillas del muérdago germinan sobre las ramas de los árboles e introducen sus raíces en los tejidos del huésped de los que absorben el agua, las substancias minerales y posiblemente también alimento. La cúscuta común (fig. 5-1, *B*) es una planta parásita voluble que envía raíces al interior del tallo de la planta huésped dondequiera que entre en contacto con ella. Estas raíces, denominadas ***haustorios***, penetran en los haces vasculares y absorben de ellos los alimentos. La cúscuta constituye a veces una plaga importante del trébol. Las hojas del muérdago son verdes y realizan la fotosíntesis, pero la cúscuta depende casi por completo de la planta huésped en lo tocante a su alimentación.

Otras raíces especializadas. En las plantas acuáticas existen otras raíces especializadas. No es raro encontrar en las raíces de dichas plantas grandes espacios llenos de aire que facilitan el intercambio gaseoso y conducen el aire a las partes sumergidas. La anatomía interna de este tipo de raíces está muy modificada.

El musgo español *(Tillandsia)* planta característica del sur de los Estados Unidos, que aparece colgando en grandes masas de los árboles (fig. 6-20) y frecuentemente también de las líneas telefónicas, carece por completo de raíces. Es una epífita en la que las funciones ordinarias de la raíz están a cargo de otras partes de la planta.

Escaneado con CamScanner

Ensayo de suelos *(Fotografía cortesía del Photographic Service, College of Agriculture, The Pennsylvania State University, University Park, Pa.)*

7. Absorción del agua y substancias inorgánicas

IMPORTANCIA DEL AGUA Y DE LAS SUBSTANCIAS INORGÁNICAS

De los diversos materiales que la planta obtiene del ambiente en que vive ninguno supera en importancia al agua. La misma composición de los vegetales pone de manifiesto este hecho, ya que la mayoría de los vegetales herbáceos están constituidos por el 70 al 85 por ciento de agua e incluso las partes leñosas de los vegetales poseen un 50 por ciento de dicha substancia. Las algas y otros vegetales acuáticos contienen frecuentemente del 95 al 98 por ciento de agua.

Escaneado con CamScanner

Además, las plantas que viven en el suelo están perdiendo constantemente grandes cantidades de agua a consecuencia de la transpiración, agua que tiene que ser reemplazada mediante la absorción por las raíces con objeto de evitar la marchitez. Siendo el agua el disolvente más importante de la Naturaleza, constituye el medio mediante el cual las substancias inorgánicas y los alimentos elaborados son transportados de unas partes a otras del vegetal. Sin un constante suministro de agua la planta no podría realizar ninguna de sus actividades fisiológicas como son la fotosíntesis, la digestión, la respiración y el crecimiento.

Interesa conocer, por tanto, la manera cómo la planta obtiene el agua, y no es menos importante conocer también cómo obtiene las substancias minerales, puesto que éstas constituyen las materias primas a partir de las cuales se elaboran las substancias constituyentes de la planta. Los siguientes apartados están dedicados al examen de estas cuestiones.

PRINCIPIOS FUNDAMENTALES DE LA ABSORCIÓN

Imbibición. Cuando una porción de gelatina dura y seca se introduce en un recipiente con agua, absorbe inmediatamente a ésta volviéndose blanda y plástica. Mientras el agua no se caliente, la gelatina conservará su forma general, a pesar de que se habrá hinchado hasta ocupar un volumen varias veces superior al original. Este hinchamiento de una substancia aparentemente homogénea y libre de poros recibe el nombre de ***imbibición.*** Tal hinchamiento se considera debido a la introducción de moléculas de agua entre las partículas de la propia gelatina, que se separan entre sí únicamente hasta cierto límite determinado por el equilibrio entre la atracción mutua de las partículas y su atracción por el agua. En este caso las partículas sólidas de la gelatina están constituidas por grupos de moléculas o partículas coloidales, y se dice que la gelatina es un ***coloide hidrófilo*** debido a su afinidad por el agua, ya que el término de «hidrófilo» significa simplemente «amante del agua». Análogamente, los pelos radicales de las plantas contienen gran cantidad de coloides hidrófilos que les permiten absorber el agua de la misma manera a como lo hace la gelatina.

Aunque estemos tratando ahora de la absorción del agua por parte de las raíces, debemos indicar asimismo que la imbibición es también importante para la planta en otros muchos aspectos. Prácticamente todas las partes del vegetal, exceptuando las capas exteriores impermeables, contienen coloides hidrófilos. Estas partes del vegetal no sólo absorben agua por imbibición, sino que la retienen con considerable fuerza. El agua retenida de esta manera se denomina «agua ligada». La cantidad de agua ligada en una planta está en relación con la capacidad de la misma para resistir a la desecación y a las heladas. Así, las plantas desertícolas forman generalmente coloides hidrófilos que les permiten retener el agua y vivir en condiciones que determinarían la muerte de otras

Escaneado con CamScanner

plantas. Lo propio puede afirmarse de las plantas resistentes al invierno, las cuales forman también coloides hidrófilos que les permiten retener cierta cantidad de agua y evitar los daños de las heladas.

La imbibición también juega su papel en el transporte y distribución de agua en el vegetal, en la ascensión de la savia, en las actividades fisicoquímicas del protoplasma, en el crecimiento del vegetal y movimientos de las plantas.

Difusión de gases. Según la teoría cinética, las partículas fundamentales de todas las substancias se encuentran continuamente en estado de movimiento Por consiguiente, cuando se libera un gas dentro de un espacio determinado, las moléculas de dicho gas, en virtud de su propia energía cinética, se expanden hasta ocupar todo el espacio. A esta expansión se le da el nombre de ***difusión.*** Puesto que en los lugares de mayor concentración del gas existen mayor número de partículas en movimiento, es evidente que la difusión será más rápida desde un lugar de concentración elevada a otro de menor concentración, que en dirección contraria. Cuando dos o más gases entran en contacto, se mezclan por completo. En este caso, la dirección de la difusión de cada gas no viene influida por la presencia o la dirección de difusión de los demás gases, sino que cada uno se difundirá más rápidamente desde los lugares en que esté más concentrado a aquellos en que lo esté menos, sea cual fuere la dirección de difusión de los demás gases. Así, por ejemplo, a consecuencia de la liberación de oxígeno por la fotosíntesis, la concentración de este gas tiende a ser más elevada en el interior de la hoja que en la atmósfera que la rodea, debido a lo cual sale más oxígeno del que entra. Al propio tiempo, la concentración de anhídrido carbónico tiende a ser mayor en el exterior de la hoja que en el interior, por lo que entra mayor cantidad de este gas de la que sale.

Tenemos, pues, que el oxígeno se desplaza más rápidamente hacia fuera, en tanto que el anhídrido carbónico lo hace con mayor rapidez hacia dentro. Por la noche ocurre lo contrario. Mientras que la *dirección* de difusión no viene influida por la presencia de otros gases, *sí* lo está la *velocidad* de la difusión. Todo gas se difundirá más rápidamente en el vacío que en presencia de otro gas o de una mezcla de gases. Cuanto más elevada sea la concentración combinada de otros gases, menor será la velocidad de difusión de un gas determinado entre los gases restantes. Además, no todas las substancias se difunden a la misma velocidad en igualdad de condiciones. Así, por ejemplo, el hidrógeno, de densidad 1, se desplaza cuatro veces más rápidamente que el oxígeno, cuya densidad es 16. Dicho de otro modo, la velocidad de difusión de un gas determinado es inversamente proporcional a la raíz cuadrada de su densidad. La velocidad de difusión está también influida por la temperatura, siendo directamente proporcional a la temperatura absoluta, o lo que es lo mismo, aumentando 1/273 por cada grado de aumento de temperatura por encima de 0°. Al subir la temperatura se comunica mayor cantidad de energía a las partículas que se difunden, con lo que queda aumentada la velocidad.

Escaneado con CamScanner

Resumiendo, podemos afirmar que la velocidad de difusión de un gas depende de su concentración, de la temperatura, de la densidad y de la presencia de otros gases. Por consiguiente, la velocidad efectiva será la resultante de la acción conjunta de todos estos factores.

Difusión de substancias disueltas. Si un sólido, un líquido o un gas se introducen dentro de un líquido en el que se disuelven, se comportarán como un gas difundiéndose en el aire; es decir, las moléculas o iones de la substancia quedarían distribuidos homogéneamente en el seno del líquido al cabo de algún tiempo. Así, un terrón de azúcar introducido en un vaso de agua se disolverá en seguida y sus moléculas se difundirán en el seno del agua incluso en el caso de que no se revuelva. La substancia disuelta en este caso se denomina ***soluto,*** el líquido en el que se disuelve, ***disolvente,*** y todo el sistema, ***solución.***

Una solución puede contener muchas clases de solutos, de igual forma que el aire está formado por varios gases. En realidad las soluciones presentes en el suelo y en el vegetal están constituidas por muchos solutos. La velocidad de difusión de un soluto está determinada por los mismos factores que rigen la difusión de los gases; es decir, la concentración, temperatura, densidad y presencia de otros solutos. En general, la velocidad de difusión de un soluto es siempre mayor desde un lugar de concentración elevada a otro de baja concentración, independientemente de cuantos otros solutos puedan hallarse presentes. En una solución compleja cada uno de los solutos se desplaza independientemente del desplazamiento de los demás. Cuando entran en contacto dos o más disoluciones de distinta concentración, prosigue la difusión de todos los solutos hasta que la concentración de cada uno de ellos es homogénea en todo el líquido.

Difusión a través de las membranas. Tanto los gases como las substancias disueltas, pueden difundirse a través de membranas que se imbiben con el disolvente. La velocidad de difusión en este caso estará determinada por la naturaleza de la membrana, así como también por los demás factores que rigen la velocidad de difusión. Una membrana de caucho, por ejemplo, no permite el paso a su través del agua ni de las substancias en ella disueltas. Las membranas de este tipo se dice que son ***impermeables.*** Al contrario, un papel de filtro dejará pasar tanto al agua como a las substancias en ella disueltas, en cuyo caso se habla de membranas ***permeables.*** Existe además una tercera clase de membranas que permiten el paso del disolvente pero pueden impedir el paso de muchas de las substancias disueltas. Este tipo de membrana se denomina ***semipermeable,*** o ***selectivamente permeable.*** Los tres tipos de membrana pueden caracterizarse como sigue:

1) Membranas impermeables, no permiten el paso del disolvente ni del soluto.

2) Membranas permeables, permiten el paso tanto del disolvente como del soluto.

Escaneado con CamScanner

3) Membranas semipermeables, o selectivamente permeables, permiten el paso del disolvente pero impiden el de muchos solutos.

En relación con las membranas semipermeables debe afirmarse que no se conoce ninguna que impida el paso de todos los solutos. Sin embargo, se dice que una membrana es semipermeable, si impide el paso de muchos solutos o si no permite a los solutos difundirse a su través con igual facilidad que el disolvente.

Membranas celulares. En los vegetales se encuentran los tres tipos de membranas. En relación con ellas el único disolvente de que debemos ocuparnos es el agua. Las membranas celulares suberificadas o fuertemente cutinizadas son prácticamente impermeables en lo que concierne al paso del agua y de solutos. Al contrario, las membranas celulósicas ordinarias son fácilmente permeables tanto al agua como a las substancias en ella disueltas. Cuando se habla de las membranas celulares se hace referencia generalmente no a la membrana de la célula, sino al protoplasma situado cerca de la misma, denominado membrana plasmática. Estas membranas plasmáticas celulares tienen permeabilidad selectiva y son de gran importancia para la absorción de agua y de los solutos por parte de la célula, ya que, en último término, rigen el intercambio de materiales entre el interior y el exterior de aquélla. *Quizás la propiedad más importante de la membrana plasmática sea el hecho de que su permeabilidad no es fija y constante, sino que varía.* En ocasiones puede permitir el paso a su través de una substancia determinada, a la que en otras circunstancias le será vedado el paso. Así, por ejemplo, el jugo celular de los pelos radicales contiene azúcar, el cual en condiciones ordinarias no puede escapar del pelo radical porque la membrana plasmática del pelo radical es impermeable a dicha substancia. Sin embargo, si se introduce la raíz en una disolución de una sola sal de sodio o potasio, el azúcar saldrá inmediatamente afuera. En este caso el ambiente exterior al pelo radical ha modificado la permeabilidad de su membrana plasmática.

Otros factores o condiciones pueden producir cambios análogos en la permeabilidad de las membranas de las células vegetales. Cuando una membrana es permeable para una substancia determinada, dicha substancia puede pasar con igual facilidad a través de la membrana, desde cada lado de la misma. Es decir, si una célula vegetal permite la entrada de un soluto desde fuera al interior de la célula permitirá generalmente también su salida desde dentro al exterior. La permeabilidad selectiva de las membranas plasmáticas es exclusiva de las células vivas. Las células muertas son generalmente permeables a los solutos.

Ósmosis y presión osmótica. Cuando se coloca una membrana *permeable* entre una solución y el disolvente puro, tanto el disolvente como el soluto difundirán a través de la membrana hasta alcanzar un equilibrio en el momento en que exista la misma concentración a ambos lados de la membrana. Así, en la

Escaneado con CamScanner

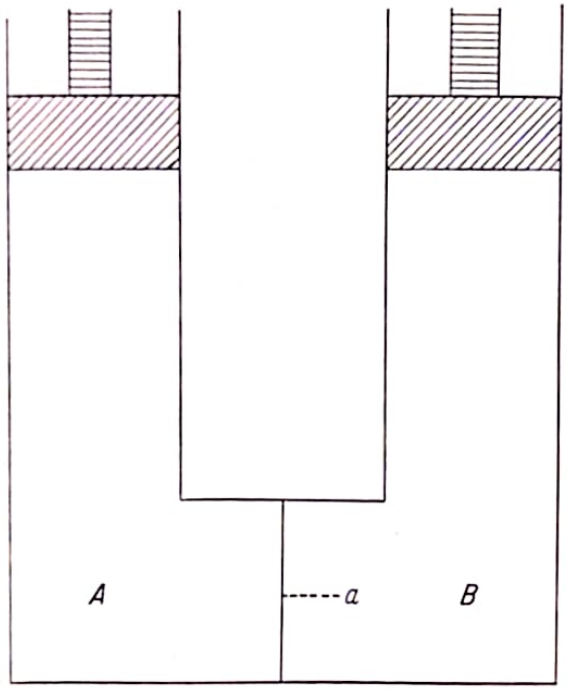


FIG. 7-1. Véase la explicación en el texto.

figura 7-1, si *a* es una membrana *permeable* y colocamos agua en *A* y una disolución acuosa de azúcar en *B*, las moléculas de agua pasarán tanto de *A* a *B* como de *B* a *A*. Las moléculas de azúcar pasarán igualmente a través de la membrana desde *B* a *A*. Después de que las moléculas de azúcar hayan pasado hacia *A*, algunas de ellas se difundirán de nuevo de *A* hacia *B*. Al principio, pasarán más moléculas de azúcar de *B* a *A*, mientras que las de agua pasarán en mayor número en sentido inverso. Es decir, cada substancia que se difunde se desplaza con mayor rapidez desde los lugares en que dicha substancia está en concentración elevada, hacia aquellos en que su concentración es baja. Cuando se alcance el equilibrio existirá igual cantidad de azúcar en *A* que en *B*. Tanto las moléculas de agua como las de azúcar seguirán difundiéndose, pero el nivel del líquido en ambos lados de la membrana no variará, puesto que en todo momento pasarán igual número de moléculas de agua y de azúcar a través de la membrana en ambos sentidos. O lo que es lo mismo, la difusión se realizará de manera análoga a como si no existiese la membrana.

Supongamos ahora que substituimos la membrana anterior en *a* por otra con *permeabilidad selectiva*, es decir, que deje pasar el agua, pero no el azúcar, y coloquemos de nuevo agua en *A* y una disolución de azúcar en agua en *B*. Evidentemente las moléculas de agua seguirán difundiéndose a través de las membranas en ambos sentidos, pero puesto que en el lado *A* las moléculas de agua que alcanzan a la membrana están en menor número que las que llegan a ella por el lado *B*, el agua pasará más rápidamente de *A* a *B* que de *B* a *A*, por lo que el nivel del líquido ascenderá en *B* y bajará en *A*. Cuanto más elevada sea la concentración de la solución azucarada, tanto más alto será el nivel alcanzado por el líquido en *B*. De manera análoga, si dos soluciones de azúcar de diferentes concentraciones están separadas por una membrana que sólo sea permeable al agua, ésta se desplazará más rápidamente hacia el lado de mayor concentración de azúcar y ejercerá en este lado una presión que producirá la elevación del pistón.

En la figura podría mantenerse igual el nivel de los líquidos aplicando presión al pistón en el lado *B*. Esta presión tendría como efecto acelerar a las moléculas que están en *B* de manera que, aun cuando existiesen menor número de moléculas

Escaneado con CamScanner

de agua por unidad de volumen en este lado de la membrana, su velocidad acelerada haría que pasasen tantas moléculas de agua desde *B* hacia *A* como en sentido inverso. *El fenómeno que determina una diferencia en la velocidad del movimiento (o paso a través de la membrana) de las moléculas de disolvente desde lados opuestos de una membrana selectivamente permeable que separa a dos soluciones de distinta concentración, se denomina* ***ósmosis.*** A la presión incrementada existente en el lado de mayor concentración se la denomina ***presión osmótica.*** La intensidad de la presión osmótica que puede desarrollar una disolución determinada dependerá de la concentración de la misma, así como de otros factores.

Debe advertirse que no es la difusión de la substancia disuelta lo que es significativo en la ósmosis, sino el movimiento de las moléculas de agua. Cuando los solutos difunden a través de una membrana, el fenómeno puede calificarse correctamente de difusión más que de ósmosis. El término de «ósmosis» queda, pues, restringido a los casos en que se origina una presión osmótica. Ésta se originará exclusivamente en aquellos casos en que la membrana sea selectivamente permeable o cuando la membrana deje pasar más fácilmente al agua que a los solutos. En este último caso, la presión osmótica establecida será exclusivamente temporal. *El término de «presión osmótica» se aplica generalmente a una constante física de una solución.* Así, decimos que un litro de una solución que contenga un peso molecular en gramos de cualquier substancia que no se ionice (es decir, que no sea un electrólito) tiene una presión osmótica de 22,4 atmósferas, significando con ello que se desarrollará una presión osmótica máxima de 22,4 atmósferas, cuando esta disolución esté separada del disolvente puro por una membrana permeable únicamente al disolvente. *Por consiguiente, cuando se da la presión osmótica de una disolución, ello significa siempre la máxima presión osmótica que esta disolución podrá desarrollar cuando esté separada del disolvente puro por una membrana que sea permeable únicamente al mismo.*

RELACIONES GENERALES DE LAS CÉLULAS CON EL AGUA

El hecho de que las células vegetales sean siempre estructuras completamente encerradas, determina la existencia de fuerzas adicionales que deben considerarse para una comprensión del mecanismo de absorción por parte de la célula. Las células vegetales vivas adultas constan de una membrana celular, permeable y elástica, de una capa periférica de protoplasma selectivamente permeable, y de una gran vacuola central que contiene una solución de solutos orgánicos e inorgánicos (fig. 7-2).

En virtud de la presión osmótica del jugo celular, cuando se introduce dicha célula en agua pura o en una disolución de menor concentración que la del jugo

Escaneado con CamScanner

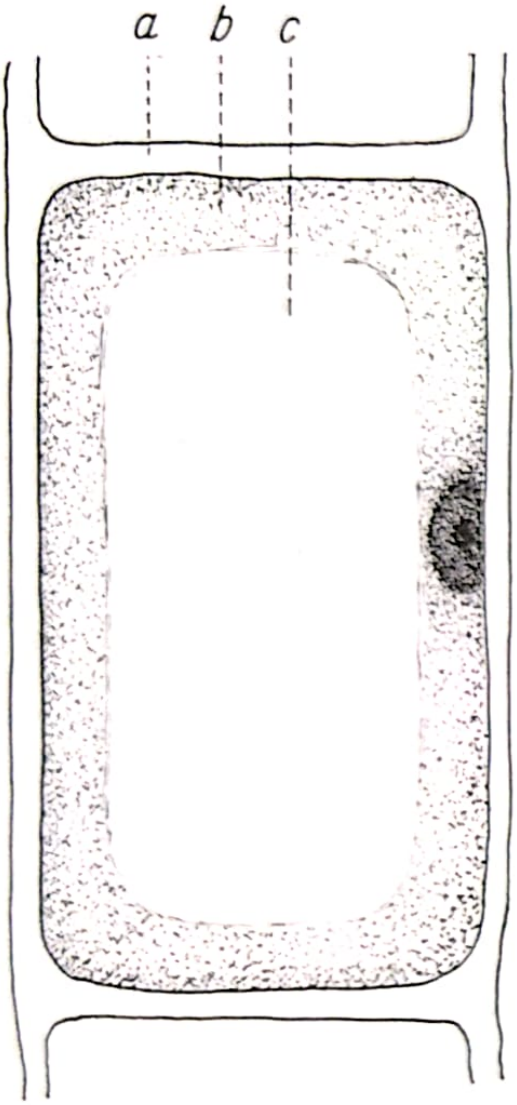


FIG. 7-2. Diagrama representativo de una célula vegetal adulta viva: *a*, membrana celular; *b*, protoplasma periférico; *c*, vacuola central cuyo contenido está constituido por una solución de solutos orgánicos e inorgánicos, el jugo celular. *(Dibujo de Florence Brown.)*

celular, es capaz de absorber agua por ósmosis, aumentando su volumen. Al hacerse mayor la célula, la membrana se estira, y, por ser elástica, tiende a volver a su forma original; es decir, la membrana resiste la extensión y, por tanto, ejerce una presión interior que se opone a la entrada del agua. Esta fuerza recibe el nombre de ***presión de la membrana.*** La expansión de la célula cesará cuando la presión de la membrana sea suficiente para expulsar al agua fuera de la célula con la misma rapidez con que entra debido a la ósmosis. Esta presión hidrostática del contenido celular contra la membrana se denomina ***presión de turgencia.*** La presión de turgencia tiende evidentemente a expulsar al agua fuera de la célula. Cuando se alcanza el equilibrio, o sea, cuando la célula no aumenta ni disminuye de volumen, dicha presión de turgencia equilibra, es decir, iguala la presión de la membrana.

Debe advertirse aquí que la presión de turgencia no es la misma que la presión osmótica de la célula. La presión osmótica es la máxima que la célula tiende a ejercer como consecuencia de su concentración de solutos si aquélla estuviese sumergida en agua pura. La presión de turgencia puede, en condiciones apropiadas, igualar a la presión osmótica, pero nunca excederla. Cuando una célula no está todavía completamente turgescente, es decir, cuando la presión de turgencia no ha llegado al máximo, es capaz de absorber agua del exterior. La fuerza resultante que hace entrar al agua al interior de la célula en este caso equivale a la diferencia entre las presiones osmóticas del jugo celular y de la solución externa menos la presión (presión de turgencia) existente ya en el interior de la célula. Esta fuerza resultante recibe a veces el nombre de ***fuerza neta de succión*** de la célula. Si la representamos por S y a la presión de turgencia por T, a la presión osmótica interna por P_i y a la presión osmótica externa por P_e, la relación entre todas estas fuerzas vendrá expresada por la ecuación

Escaneado con CamScanner

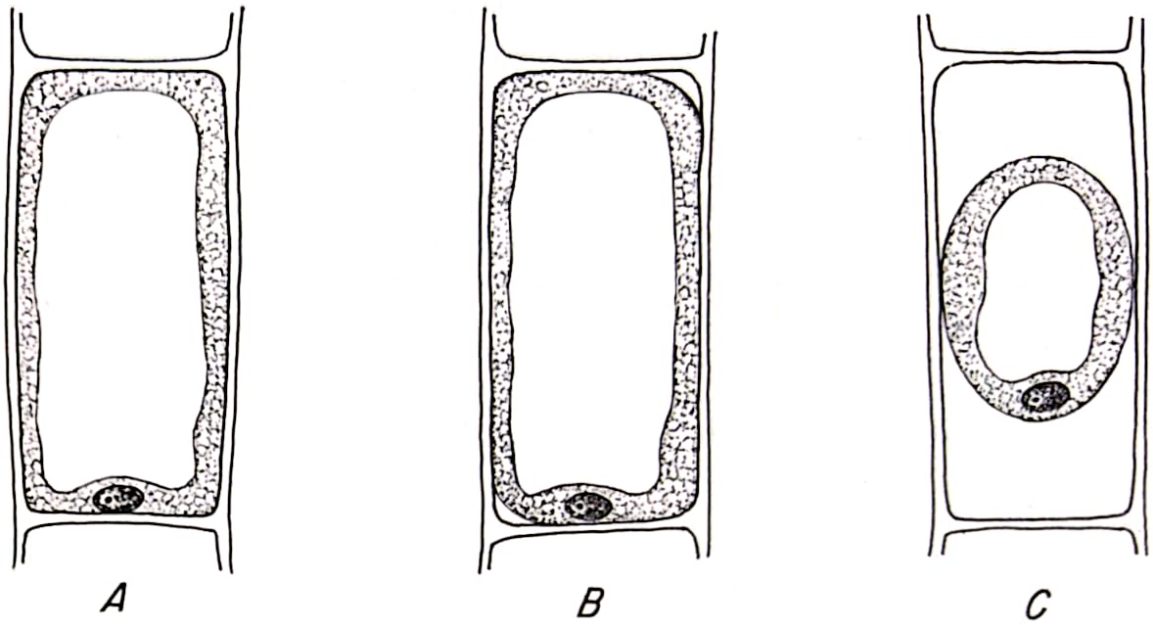


FIG. 7-3. Plasmolisis en células de la raíz del maíz. *A*, célula turgescente colocada en agua; *B*, célula colocada en una disolución del 2,3 por ciento de KNO_3, presentando una ligera plasmolisis; *C*, célula colocada en una disolución del 5 por ciento de KNO_3, con mayor grado de plasmolisis. *(Cortesía de F. D. Kern, de The Essentials of Plant Biology. Harper & Brothers, Nueva York, 1947.)*

$S = (P_t—P_e)—T$. El término «fuerza de succión» deriva, al parecer, de una traducción literal de la palabra alemana *Saugkraft*. Un término más apropiado para esta fuerza sería probablemente el más sencillo de «poder de absorción del agua». Algunos autores la denominan «déficit de la presión de difusión».

Si se sumerge una célula en una disolución de concentración más elevada que la del jugo celular, el agua saldrá de la célula con mayor velocidad que aquella con que entra y el volumen de la célula disminuirá hasta que el protoplasma se hunda hacia dentro, separándose de la membrana celular. Cuando esto ocurre, se dice que la célula se ha ***plasmolizado*** (fig. 7-3). En este caso la presión osmótica potencial de la célula plasmolizada es muy elevada, mientras que la presión de turgencia es nula.

ABSORCIÓN DEL AGUA Y SUBSTANCIAS INORGÁNICAS POR LOS VEGETALES INFERIORES

Después de examinar las principales fuerzas que intervienen en la absorción en general, estamos en condiciones de estudiar la manera como estas fuerzas actúan en el paso del agua y de las subtancias inorgánicas desde el medio exterior a la planta. Debe afirmarse desde el principio que el agua se desplaza indepen-

Escaneado con CamScanner

dientemente a como lo hacen las substancias disueltas, y, además, que cada soluto lo hace con absoluta independencia de los demás.

En los vegetales que viven sumergidos en el agua, como son muchas algas, cada célula recibe generalmente el agua y las substancias minerales directamente desde el medio exterior. El agua penetra por imbibición y por ósmosis, y las substancias inorgánicas penetran por difusión a través de las membranas celulares. El metabolismo de la célula interviene asimismo en la absorción. Por consiguiente, las relaciones con el agua de estos vegetales son las mismas que las descritas para la célula en general.

ABSORCIÓN DEL AGUA POR LAS PLANTAS VASCULARES

En las plantas vasculares superiores la absorción reviste mayor importancia dado que la mayoría de las mismas viven en el suelo. Mientras que los animales pueden desplazarse de un sitio a otro para satisfacer sus necesidades, estas plantas permanecen fijas en un lugar y únicamente pueden obtener las substancias que llegan al mismo. Puesto que las plantas superiores, a diferencia de los animales, sintetizan todas sus alimentos propios, dependen del ambiente en lo que se refiere al agua, substancias inorgánicas, anhídrido carbónico y oxígeno. En estas plantas el agua y las substancias inorgánicas son absorbidas por las raíces y transferidas a otras partes del vegetal. Únicamente el sistema radical permanece en contacto con el agua y las substancias minerales.

Estado del agua en el suelo. El suelo está constituido por partículas rocosas alteradas de diferentes tamaños, junto con mayor o menor cantidad de materia orgánica procedente de la descomposición de los restos animales y vegetales. También se encuentran en el suelo diversos organismos vivientes, tales como bacterias, protozoos, algas, hongos, insectos y lombrices de tierra, que desempeñan una parte importante en las relaciones de las plantas superiores con el suelo. Atendiendo al tamaño de las partículas que predominan, los suelos pueden clasificarse en gravas, arena, barro y arcilla. Cuando existen cantidades aproximadamente iguales de arcilla (o de arcilla y barro) y arena, el suelo se denomina arcilloso. Los suelos arcillosos son los más favorables para el desarrollo de las plantas. Todos los suelos contienen muchos poros, o espacios aéreos, por los que circulan oxígeno, anhídrido carbónico, vapor de agua y otros gases. En los suelos arcillosos estos poros pueden estar llenos de agua, de lo que resulta una escasa aireación.

Cuando el agua cae al suelo en forma de lluvia, parte de ella corre por la superficie, parte se infiltra en el suelo a consecuencia de la gravedad, mientras que una porción considerable se adhiere, en forma de película, a las partículas del suelo. La parte que se infiltra respondiendo a la gravedad se denomina ***agua***

Escaneado con CamScanner

gravitacional o ***agua libre.*** Después de que esta agua ha sido drenada, la que permanece en el suelo constituye la denominada ***capacidad del terreno.*** De la parte que permanece, la fracción que queda libre para desplazarse por capilaridad desde una partícula a otra del suelo, al producirse la evaporación en la superficie o al ser desplazada el agua de las regiones adyacentes del suelo, se denomina ***agua capilar.*** Incluso después de producirse la desecación del suelo por evaporación queda todavía cierta cantidad de agua en forma de finas películas adherida a las partículas del suelo, recibiendo el nombre de ***humedad higroscópica.*** La cantidad de humedad higroscópica y la libertad de movimientos del agua capilar, dependerá del tamaño de las partículas del suelo, de la naturaleza química de dichas partículas, de la cantidad de agua presente y de otros factores.

Siempre que el agua desaparece de una región determinada del suelo, bien por evaporación desde la superficie o por absorción por parte de las raíces de los vegetales, el agua capilar de las regiones adyacentes tiende a desplazarse hacia dicha región en virtud de la simple capilaridad. Puesto que se trata de un movimiento en masa del agua, acarrea consigo todas las substancias en ella disueltas. En otros términos, al ir la raíz absorbiendo el agua del suelo, parte del agua acudirá hacia la raíz desde las regiones adyacentes por capilaridad, siempre que exista agua abundante en el suelo. No obstante, el movimiento capilar del agua puede ser muy lento y puede resultar inadecuado para satisfacer las necesidades de una planta de transpiración rápida. Si un suelo se deseca lo suficiente, puede alcanzarse una situación en la que las propias partículas del suelo retengan el agua con fuerza suficiente para impedir un desplazamiento adecuado hacia la planta. En tales circunstancias, a menos de que se añada agua al suelo, la planta se marchitará. Incluso cuando la planta se marchita sometida a tales condiciones, existe todavía una considerable cantidad de agua libre en el suelo. El porcentaje de agua libre en el suelo cuando las plantas se marchitan permanentemente recibe el nombre de ***coeficiente de marchitez*** o ***porcentaje de marchitez permanente*** del suelo. Dicho coeficiente varía según las diferentes clases de suelo.

El agua no existe en forma pura en el suelo, sino que constituye una solución que contiene varios solutos, principalmente de naturaleza inorgánica, y a la que se denomina corrientemente ***solución del suelo.*** La presión osmótica de esta solución, aunque muy variable, oscila, por término medio, de 0,2 a 1 atmósferas en las regiones húmedas. Naturalmente, al desecarse el terreno, la solución del suelo va concentrándose cada vez más, al propio tiempo que se incrementa su presión osmótica.

Absorción del agua por los pelos radicales. En las plantas vasculares superiores el agua se absorbe principalmente mediante los pelos radicales o mediante la superficie de las jóvenes raíces cuando faltan los pelos radicales. La estructura, posición y desarrollo de los pelos radicales se han examinado ya con anterioridad. Falta por considerar cómo funcionan en la absorción.

Escaneado con CamScanner

Las membranas de los pelos radicales (fig. 7-4) no sólo son delgadas, sino que poseen, además, una capa externa integrada principalmente por un coloide hidrófilo, el pectato cálcico u otras substancias pécticas, que absorben fácilmente el agua por imbibición de las partículas del suelo. Esta agua imbibida constituye un conducto para el movimiento osmótico del agua, así como para el desplazamiento de las sales minerales, puesto que la misma membrana es permeable. Precisamente en la cara interna de la membrana del pelo radical se encuentra una delgada capa de protoplasma de naturaleza coloidal, que rodea generalmente a una única vacuola central grande. Mientras que esta membrana plasmática es permeable para la mayoría de las sales minerales, no lo es, en cambio, para muchos de los solutos orgánicos que se encuentran en el interior de la célula y, por consiguiente, se comporta como una membrana selectivamente permeable. La gran vacuola central contiene jugo celular formado por una solución compleja de solutos orgánicos e inorgánicos, entre los que figura el azúcar. La concentración total de todos los solutos en este jugo celular es tal que posee una presión osmótica por lo menos de 4 a 10 atmósferas. Puesto que la presión osmótica de la solución del suelo en las regiones húmedas es raras veces superior a 1 atmósfera, y puesto que la membrana plasmática es selectivamente permeable en relación con muchos de los solutos del interior de la célula, es evidente que penetrarán mayor número de moléculas de agua hacia el interior del pelo radical en un momento dado, que las que saldrán hacia el exterior o, en otras palabras, el agua se incorporará por ósmosis.

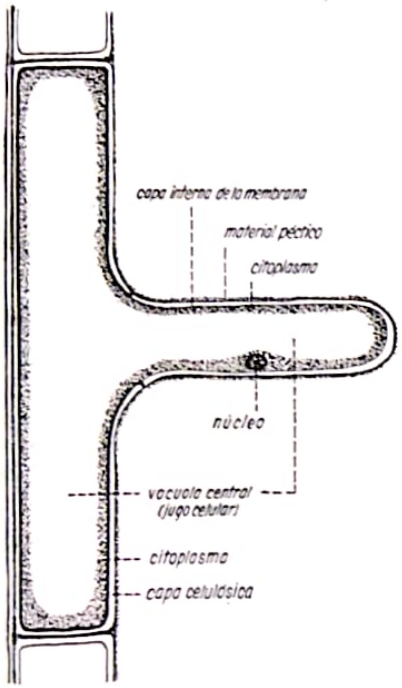


FIG. 7-4. Esquema de un corte longitudinal de una célula epidérmica de la raíz, mostrando el origen y la estructura de un pelo radical. Adviértase cómo la capa externa de la membrana, de material péctico, se continúa con la de la membrana de la célula epidérmica y la lámina media de las células adyacentes. *(Dibujado por Florence Brown.)*

Los pelos radicales crecen por entre los espacios porosos del suelo y, al igual que las partículas del suelo, quedan rodeados de películas de agua. Al desaparecer estas películas debido a la absorción por parte de los pelos radicales, las películas de las partículas del suelo adyacentes son arrastradas, ellas arrastran a su vez las películas de las partículas adyacentes y, de este modo, el agua puede desplazarse desde grandes distancias hacia los pelos radicales, a condición de que exista agua en abundancia en el suelo. Durante la transpiración activa, o pérdida de vapor de agua por la planta, se establece en el xilema una presión negativa o tensión que favorece la penetración del agua en el interior de los pelos radicales.

Escaneado con CamScanner

Transferencia del agua al xilema. Se recordará que los pelos radicales son simples excrecencias o partes de células epidérmicas. Las células epidérmicas son adyacentes a las células corticales y éstas se extienden hacia la endodermis. Dentro de la endodermis existe una simple capa de células denominada periciclo. En los puntos de protoxilema de la raíz, el periciclo está situado próximo al xilema. Éste ofrece un conducto directo para la circulación del agua y de las sales inorgánicas hacia el xilema en estos puntos sin necesidad de atravesar el floema. Al ser absorbida el agua por los pelos radicales, las células de los pelos tienden a estar cada vez más turgentes, y al aumentar en ellas la presión de turgencia, el agua pasa de la célula del pelo radical a la primera célula cortical en contacto con ella. Esta célula, a su vez, pasa el agua a la próxima célula cortical y así sucesivamente hasta que el agua alcanza al xilema. Existe probablemente un gradiente de fuerza de succión que se extiende desde el pelo radical al xilema. Según se dijo ya en el apartado precedente, la tensión establecida en el xilema por la transpiración contribuye también probablemente a la transferencia del agua desde los pelos radicales al xilema. A través del xilema el agua es transportada a todas las partes de la planta.

ABSORCIÓN DE SUBSTANCIAS INORGÁNICAS POR PARTE DE LAS PLANTAS VASCULARES

Substancias inorgánicas necesarias para los vegetales. Las plantas vasculares obtienen a partir del suelo, además del agua, las substancias inorgánicas esenciales para su metabolismo general. El conocimiento de las substancias minerales que necesitan las plantas verdes se ha logrado cultivando plantas en soluciones de composición conocida. Los cultivos en dichas soluciones se denominan ***cultivos en agua*** o ***cultivos en solución.*** Al cultivo de plantas en soluciones se le da a veces el nombre de cultivo ***hidropónico.*** Pronto se descubrió que para el buen crecimiento de la planta, dichas soluciones debían contener sales de fósforo, potasio, nitrógeno, azufre, calcio, hierro y magnesio (fig. 7-5). Estos elementos, junto con el carbono, hidrógeno y oxígeno, se consideraron como los diez elementos esenciales para el desarrollo de la planta. Elemento esencial es aquel cuya presencia es necesaria para el normal crecimiento y desarrollo de una planta durante su ciclo vital. Trabajos ulteriores han demostrado que los elementos esenciales son muchos más de diez. Además de los indicados, se ha comprobado que el boro, el cobre, el manganeso, el molibdeno y el cinc, y posiblemente el cobalto, el silicio, el sodio, el cloro, el yodo, el aluminio y el vanadio pueden ser esenciales para determinados vegetales. Los elementos minerales se toman siempre combinados y nunca como elementos. Algunos de ellos se necesitan en mayor cantidad que otros. Algunos que, como el boro, el cobre, el cinc y otros, se necesitan en muy pequeñas cantidades, se califican de

Escaneado con CamScanner

FIG 7-5. Efectos de la falta de elementos esenciales sobre el crecimiento del trigo sarraceno en cultivos en arena. Las plantas de la parte superior, *izquierda*, fueron cultivadas en una solución completa que contenía todos los elementos esenciales; las de la fila inferior, *derecha*, lo fueron en agua destilada y sin ninguno de los elementos esenciales. *(Fotografía por R. S. Beese.)*

«microelementos», o «elementos traza». Determinados microelementos, como el cobre y el cinc, funcionan como grupos prostéticos de determinadas enzimas (véase pág. 364) y, por consiguiente, son imprescindibles para todos los vegetales.

Estado de las substancias inorgánicas en el suelo. Las substancias inorgánicas absorbidas por las plantas se encuentran disueltas en la solución del suelo. Muchas de ellas se encuentran probablemente en forma de iones, como el NO_3^-, $SO_4^=$, PO_4^{3-}, Cl^-, NH_4^+, K^+, Ca^{++}, Mg^{++}, Fe^{3+}, y algunos otros. Algunos de estos iones se encuentran retenidos en las superficies de las partículas del suelo por absorción, fuerza superficial común a las partículas pequeñas. La presencia de varios coloides en el suelo ayuda a incrementar la intensidad de la absorción y contribuye a impedir la migración por lavado del suelo de substancias minerales necesarias para las plantas. Dicha migración por arrastre de substancias inorgánicas es muy intensa en los suelos arenosos sueltos que contengan escasa cantidad de materia orgánica. Algunos iones, particularmente $SO_4^=$, NO_3^-, y Cl^-, son retenidos tan débilmente que son lavados fácilmente y se pierden con las aguas de drenaje. Otros, como PO_4^{3-}, K^-, y NH_4^+, son

retenidos más firmemente. Algunos de estos minerales se encuentran en forma no asimilable para los vegetales. Las fuerzas químicas y físicas que actúan en el suelo, ayudadas por las actividades de los microorganismos del suelo, son factores importantes para hacer asimilables tales substancias. Ello es verdad particularmente en el caso del nitrógeno. Este elemento puede encontrarse en el suelo en forma de nitrógeno gaseoso, amoníaco, nitratos, nitritos y formando parte de substancias orgánicas complejas, como las que constituyen el humus. La forma de nitrato es una de las más asimilables para las plantas corrientes. Mientras que muchas plantas absorben probablemente las sales amoniacales, tanto el nitrógeno gaseoso como los compuestos orgánicos, son generalmente inaprovechables en forma de tales.

FIG. 7-6. Nódulos en las raíces de una planta de judías (aumentados).

Nitrificación. Afortunadamente, existen en los suelos varios grupos de bacterias capaces de convertir al nitrógeno orgánico no asimilable en nitratos que sí lo son. El proceso mediante el cual se realiza dicha transformación se cumple en diversos pasos con intervención de diferentes clases de bacterias y recibe el nombre de ***nitrificación.*** En el primer paso del proceso, las proteínas de la materia orgánica del suelo son desintegradas hasta el estado de aminoácidos. Ello se realiza durante la descomposición de la materia orgánica y se lleva a cabo principalmente por bacterias y hongos. En el próximo paso, mediante un proceso denominado ***amonización,*** un grupo de bacterias, denominadas ***bacterias amoniacales,*** junto con ciertos hongos, transforman el nitrógeno amínico en amoníaco. El amoníaco así formado escaparía del suelo en forma gaseosa si no fuese porque reacciona con otras substancias químicas presentes en el suelo para formar sales amoniacales. Entre éstas figuran el anhídrido carbónico y el agua, en cuya presencia el amoníaco se convierte en carbonato amónico. En el tercer paso del proceso, el amoníaco de las sales amoniacales es oxidado formando nitritos por bacterias del grupo de las *Nitrosomonas*. Por último, el *Nitrobacter* o grupo de bacterias nitrificantes, oxida a los nitritos, convirtiéndolos en nitratos. Por tanto, mediante el proceso de la nitrificación, la substancia orgánica no asimilable queda transformada en nitratos asimilables.

Debe hacerse resaltar aquí que la nitrificación no incrementa la cantidad de nitrógeno que se halla en el suelo, pudiendo, en cambio, favorecer la pérdida del mismo por lavado.

Escaneado con CamScanner

Fijación del nitrógeno. Los vegetales corrientes son incapaces de utilizar el nitrógeno atmosférico. Existen, sin embargo, en el suelo dos tipos de bacterias que pueden asimilar el nitrógeno atmosférico del aire contenido en el suelo y convertirlo en proteínas. Estas bacterias reciben el nombre de ***fijadoras de nitrógeno***, y el proceso mediante el cual asimilan el nitrógeno libre se denomina ***fijación del nitrógeno.*** Un grupo de estas bacterias vive independientemente en el suelo. Dos géneros importantes pertenecientes a este grupo son *Azotobacter* y *Clostridium*. El otro grupo, constituido por especies de *Rhizobium*, vive en unas protuberancias denominadas tubérculos, o nódulos, en las raíces de las leguminosas, como los guisantes, las alubias y el trébol (figs. 7-6, 7-7). Ambos grupos determinan el enriquecimiento del suelo en nitrógeno. En las formas de vida libre, las proteínas formadas a partir del nitrógeno atmosférico se incorporan al suelo al morir las bacterias y mediante la nitrificación se hacen asimilables a las plantas superiores.

Las bacterias formadoras de nódulos, a veces denominadas fijadoras de nitrógeno simbióticas, penetran en las raíces de las leguminosas principalmente a través de los pelos radicales y poco a poco van abriéndose camino hacia dentro por medio de un «filamento infeccioso» hasta las células corticales. Aquí pueden determinar un crecimiento anormal que produce los bien conocidos nódulos o tubérculos. Las bacterias utilizan los hidratos de carbono y otros alimentos de la leguminosa sufriendo un cambio de forma que se considera como un proceso degenerativo, adquiriendo aspecto de V o de Y. En este estado utilizan el nitrógeno atmosférico para sintetizar proteínas. Parte de este nitrógeno es aprovechable para la planta leguminosa dentro de la cual se desarrolla la bacteria. Cuando se cosechan las plantas, las raíces que contienen a las bacterias quedan abandonadas en el suelo y al descomponerse, el nitrógeno orgánico sintetizado por la bacteria se transforma en nitratos asimilables mediante el proceso de la nitrificación. Cada tipo de leguminosa requiere una particular cepa bacteriana en sus raíces. Si dicha cepa no está presente en el suelo puede añadirse artificialmente. Generalmente ello se realiza inoculando las semillas antes de la siembra.

De cuanto venimos diciendo se deduce que una cosecha de leguminosas en un proceso de rotación de cultivos posee una ventaja además del valor de la propia cosecha, puesto que incrementa la cantidad de nitrógeno presente en el suelo. Esta es una de las razones principales por las cuales la soja y el trébol dulce se emplean en una rotación de patatas o el trébol y la alfalfa en la rotación ordinaria de una cosecha de campo.

Desnitrificación. Además de los organismos nitrificantes y fijadores de nitrógeno del suelo, existen otros que realizan un proceso inverso que determina la desintegración de los compuestos nitrogenados con la consiguiente liberación de nitrógeno gaseoso libre. Estos organismos reciben el nombre de desnitrificantes. Afortunadamente estos organismos son principalmente anaerobios; es decir, viven en ausencia de oxígeno libre y no prosperan cuando se mantiene una aireación

Escaneado con CamScanner

conveniente. Por consiguiente, en un suelo mantenido en buenas condiciones de cultivo, los agentes desnitrificantes quedan suprimidos y los organismos nitrificantes y fijadores de nitrógeno son favorecidos, estableciendo un equilibrio del nitrógeno disponible para las plantas superiores.

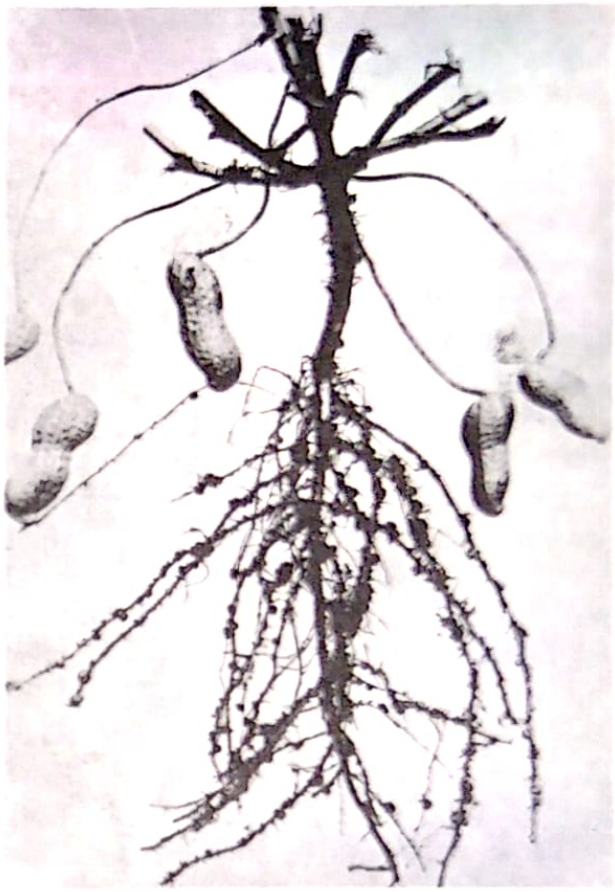


FIG. 7-7. Nódulos en las raíces del cacahuete; se observan también los frutos del cacahuete formados bajo la tierra. *(Cortesía de R. M. Persell, U.S.D.A., Agricultural Research Service, Southern Utilization Research and Development Division, Beltsville, Md.)*

Efecto de las raíces sobre el suelo. Las propias raíces al crecer en el suelo ejercen importantes efectos sobre la naturaleza física y química de éste, las cuales influyen directa o indirectamente en la absorción de substancias inorgánicas por parte de la planta. Así, se ha afirmado, ya que la descomposición de las raíces proporciona nitrógeno disponible y otras substancias para otras cosechas. Por este medio, considerables cantidades de materia orgánica se incorporan anualmente al suelo. Esta materia orgánica modifica tanto las propiedades químicas como las físicas del suelo además de proporcionar solutos asimilables. Sin embargo, algunas veces, se forman compuestos orgánicos complejos tanto de raíces vivas como en descomposición que resultan tóxicos para las plantas cultivadas posteriormente. En tales casos, el cultivo rotatorio neutraliza los efectos desfavorables de dichas substancias tóxicas.

Todas las raíces vivientes expelen mediante el proceso de la respiración grandes cantidades de anhídrido carbónico, CO_2. Este anhídrido carbónico, uniéndose con el agua, forma ácido carbónico H_2CO_3, que actúa de disolvente débil para algunas substancias que no se disolverían fácilmente en agua sola. Así puede comprobarse que, después de que las raíces han crecido sobre una placa de mármol pulimentada, la placa aparece erosionada en todas aquellas partes con las que han entrado en contacto las raíces. Esta erosión viene motivada por la transformación del carbonato cálcico, $CaCO_3$, relativamente insoluble del mármol en bicarbonato $CaH_2(CO_3)_2$, más soluble según la siguiente ecuación: $CaCO_3 + H_2CO_3 \longrightarrow CaH_2(CO_3)_2$.

Esta reacción tiene lugar regularmente en todos los suelos calizos. El ion carbonato puede ser intercambiable por la raíz por el NO_3^- u otros iones que la planta necesita.

Los organismos inferiores que viven en el suelo expelen anhídrido carbónico en la respiración. Es posible que el contenido de anhídrido carbónico en el suelo sea lo suficientemente grande para resultar perjudicial a los vegetales. Ello es debido en parte a la disminución relativa del contenido de oxígeno en el aire del suelo en estas condiciones. En un suelo bien aireado, el exceso de anhídrido carbónico escapa a la atmósfera donde puede ser absorbido por las hojas y utilizado en la fotosíntesis.

Factores que afectan a la absorción de substancias inorgánicas por parte de las raíces. Los procesos que intervienen en la absorción de substancias inorgánicas por parte de los pelos radicales son extraordinariamente complejos y todavía no están bien conocidos. Interviene la difusión pero el factor regulador es probablemente la actividad metabólica de los órganos absorbentes. El mero hecho de que un mineral sea absorbido indica que la membrana protoplasmática de la raíz es permeable para la misma. Siendo ello verdad, es evidentemente erróneo afirmar que la penetración de las substancias minerales se verifica por ósmosis. Los minerales no son simplemente arrastrados con el agua, sino que se difunden independientemente del movimiento de ésta. De hecho, es posible que un mineral salga fuera del pelo radical al propio tiempo que el agua está entrando.

Se ha afirmado ya anteriormente que parte de los minerales del suelo se encuentran disueltos en la solución del suelo. Sólo los minerales disueltos pueden difundirse dentro del pelo radical. Si la membrana de éste no es permeable a los mismos no podrán entrar de ningún modo, incluso aún cuando se encuentren en la solución. Además, el hecho de que la membrana sea más permeable a unos que a otros afectará asimismo a su velocidad de penetración. En general puede penetrar cualquier mineral para el cual la membrana sea permeable, incluso siendo perjudicial para la planta. Así, si una solución suficientemente concentrada de sulfato de cobre, de sulafto de cinc, o de otra substancia tóxica soluble para la que las membranas celulares resultan permeables, se pone en contacto con una raíz, será absorbida por los pelos radicales incluso si mata a la planta. En otras palabras, la planta no puede seleccionar únicamente aquellas substancias que le son útiles. A veces una planta absorberá más rápidamente un ion relativamente inútil que otro útil. Así las plantas de cebada absorben el sodio de algunas soluciones mucho más fácilmente que el calcio, y el cloro es incorporado con mayor rapidez que el sulfato, incluso siendo el sodio y el cloro menos útiles para el vegetal que el calcio y el sulfato. Por esta razón podemos encontrar substancias en las plantas que probablemente no son empleadas por ellas para ningun fin determinado, pero que se hallaban presentes en la solución del suelo y no pudieron ser excluidas por ser la membrana de los pelos radicales permeable a las mismas.

Escaneado con CamScanner

Una de las leyes de la difusión establece que una substancia disuelta se desplazará siempre desde un lugar de concentración elevada de dicha substancia a otro en que su concentración sea más baja. Por consiguiente, para que un mineral determinado sea absorbido, debe existir una mayor concentración del mismo en el suelo que en el jugo celular de los pelos radicales; de otro modo el pelo radical cedería este mineral a la solución del suelo. Es oportuno recordar aquí que cada soluto se desplaza independientemente de los demás y según la concentración relativa del mismo en la solución del suelo y en el pelo radical. Por ejemplo, para que el nitrato sódico sea absorbido por el pelo radical, deberá existir una concentración más elevada de nitrato sódico en la solución del suelo que en el pelo radical, independientemente de las concentraciones de los demás minerales.

Si todos los minerales absorbidos por el pelo radical permaneciesen en la célula que lo constituye, se alcanzaría pronto en ella una concentración que determinaría la salida de estos minerales del pelo radical con la misma velocidad con que entran, por lo que cesaría toda nueva absorción. No obstante, esta condición no se realiza probablemente porque los minerales pueden difundirse libremente hacia dentro pasando a las células corticales adyacentes de la raíz. Tan pronto como la concentración de una substancia mineral determinada alcanza mayor concentración en el pelo radical que en la célula cortical adyacente al mismo, este mineral pasará por difusión hacia dicha célula cortical. De manera análoga esta célula cederá dicha substancia a la célula adyacente a la misma y de este modo los minerales difundirán de célula a célula hasta alcanzar el xilema. Se establece de esta manera un gradiente de concentración descendiente para cada mineral, desde el pelo radical hasta el xilema que permite una continua absorción de sales de la solución del suelo.

En muchos vegetales inferiores que viven en el agua, los minerales absorbidos permanecen en las células que los absorbieron. Por consiguiente, cabría esperar que un mineral determinado alcanzase pronto una concentración que igualase a aquélla con la que dicho mineral se encuentra en el medio del cual se obtuvo, lo que impediría la nueva entrada de dicha substancia. Sin embargo, aparentemente, existen casos en que ello no es así. Por ejemplo, el alga corriente de agua dulce *Nitella* vive en un medio en el que el contenido en cloro oscila entre 20 y 30 partes por millón; a pesar de ello, el jugo celular del alga puede alcanzar una concentración de cloro de 3500 partes por millón. Además, en condiciones favorables, todo el cloro que hay en el agua puede ser absorbido por el alga, sin que salga nada del mismo fuera de sus células a menos de que sean lesionadas. Tenemos, por tanto, aquí una aparente contradicción de una de las leyes que rigen la difusión, puesto que el cloro parece haber sido absorbido en contra de un gradiente de concentración. Una explicación satisfactoria de este caso es difícil de encontrar, aunque es posible que, tan pronto como el cloro penetra en el interior de la célula, se convierte en una forma para la que la membrana celular no

Escaneado con CamScanner

es ya permeable. Lo que no se sabe es si este caso puede darse también en los pelos radicales. Si se sabe de manera definitiva que la actividad metabólica de las células absorbentes influye generalmente la absorción de substancias inorgánicas y ello puede explicar el fenómeno de la absorción en contra de un gradiente de concentración.

Algunas de las sales inorgánicas que se encuentran en la solución del suelo están ionizadas. Así, el nitrato sódico, $NaNO_3$, puede ionizarse dando lugar a los iones Na^+ y NO_3^-. Los dos iones resultantes de la ionización de una sal no deben ser absorbidos necesariamente en idénticas proporciones. Toda absorción intensa de un ión en exceso respecto de otro de carga opuesta en equilibrio con él depende del resultado de un intercambio de iones entre la solución del suelo y el pelo radical. Si, por ejemplo, se absorbe un exceso de iones de K^+del sulfato potásico, pueden ser desplazados del pelo radical otros cationes como el Na^+, Ca^{++}, o Mg^{++}. De manera análoga, los iones NO_3^- o Cl^- pueden ser absorbidos por las plantas cambiándolos por iones HCO_3^-. La producción de anhídrido carbónico por parte de la raíz puede jugar por consiguiente un papel importante en la absorción de minerales por la planta. Es también posible que un ion determinado acelere o retrase la absorción de otros. Así el K^+ es absorbido por las plantas de cebada mucho más fácilmente a partir del cloruro (KCl) que del sulfato (K_2SO_4). Una concentración relativamente elevada de Na^+ puede disminuir la absorción de K^+ o Ca^{++}, y la presencia de Ca^{++} puede influir la penetración de Mg^{++}, K^+ o Na^+. Esta influencia de un ion sobre otros se denomina ***antagonismo.*** La acidez o alcalinidad de la solución del suelo y muchos otros factores afectan probablemente también la penetración de solutos inorgánicos.

En general, la relación entre el pelo radical y la solución del suelo es muy compleja y el mecanismo de absorción por parte de las plantas superiores difícil de comprender. Se ha comprobado que la absorción de substancias inorgánicas por parte de la planta no es un nuevo proceso físico sino probablemente un proceso fisiológico complejo en el que la respiración juega un papel importante.

Abonos. La composición de la solución del suelo varía mucho, según los diferentes lugares y, en la misma localidad, en diferentes tiempos y bajo diversas condiciones. Las sales inorgánicas de elementos tales como el hierro, magnesio, sodio, cloro, silicio, azufre, manganeso y aluminio, se encuentran en forma asimilable en la mayoría de los suelos. Sin embargo, no es raro encontrar suelos deficitarios en una u otra de las sales que contienen un suministro asimilable de potasio, fósforo y nitrógeno. Ello es debido en parte al hecho de que las plantas absorben probablemente grandes cantidades de dichas sales y en parte a que algunas de ellas se pierden por el lavado del suelo. El azufre puede también faltar en algunos suelos, y en lugares particulares el hierro, magnesio o manganeso pueden encontrarse en combinaciones que no sean asimilables por los vegetales. Las substancias minerales que se añaden al suelo para corregir tales deficiencias se denominan abonos. Aunque los abonos se añaden al suelo por diversas razo-

Escaneado con CamScanner

nes, indudablemente una de las principales es la de proporcionar a la planta substancias inorgánicas aprovechables. Los abonos pueden añadirse en forma de estiércol de establo, que contiene la mayoría de los elementos que faltan probablemente en el suelo; abono verde; una cosecha verde, preferentemente de alguna leguminosa, que es enterrada mediante el arado; y abonos comerciales constituidos por sales de potasio, fósforo o nitrógeno. Un abono comercial que contenga sales de estos tres elementos se denomina un abono completo. Los abonos comerciales se denominan generalmente atendiendo a los porcentajes de nitrógeno, fósforo y potasio que contienen. Así, un abono 5-10-5 contiene el 5 por 100 de nitrógeno, 10 por 100 de P_2O_5, y 5 por ciento de K_2O.

El nitrógeno se añade en forma de nitrato sódico, sulfato amónico y en muchas combinaciones orgánicas. El potasio se encuentra en los abonos en forma de cloruro potásico o sulfato potásico, y el fósforo principalmente en forma de fosfatos. El azufre se incorpora generalmente en forma de yeso. La caliza se añade comúnmente al suelo para corregir la acidez y mejorar la estructura del suelo, pero el calcio que contiene es también importante para la vida de los vegetales.

Utilización de substancias inorgánicas por la planta. Muchas de las substancias inorgánicas que la planta extrae del suelo se emplean como materias primas a partir de las cuales se elaboran alimentos y otros importantes constituyentes del vegetal. No se conoce bien la función exacta de cada uno de los elementos absorbidos. La mayor parte de nuestra información sobre esta materia procede de las observaciones realizadas sobre plantas cultivadas en ausencia de uno u otro de los minerales. Es costumbre hablar de las funciones de los elementos esenciales. Debería recordarse que, cuando se hace así, es a los compuestos que contienen dichos elementos a los que se hace referencia. Ninguno de los elementos es absorbido como tal.

El *manganeso* se cree que es necesario para el correcto funcionamiento de los enzimas respiratorios en el vegetal. Se ha comprobado en la espinaca que el estado de clorosis, es decir, el amarilleamiento de la planta determinado por falta de formación de la clorofila, puede corregirse añadiendo al suelo sales de manganeso.

El *hierro* y el *magnesio* son necesarios para la formación de la clorofila. El magnesio forma parte de la molécula de la clorofila, pero no así el hierro. Se desconoce exactamente por qué es necesario el hierro para la formación de dicho compuesto. Algunos suelos, aunque contienen abundancia de hierro, lo poseen en forma no asimilable para la planta. Los vegetales cultivados en estos suelos no pueden formar la clorofila y por tanto no prosperan. Esta dificultad se arregla generalmente rociando estas plantas con sulfato de hierro. El hierro interviene asimismo en la respiración formando parte del sistema citocromo-oxidasa. Las concentraciones elevadas de magnesio son tóxicas para las plantas.

El *fósforo* es un constituyente de muchos compuestos orgánicos del vegetal, como son las fosfoproteínas y los fosfolípidos. Puesto que los núcleos celulares

Escaneado con CamScanner

contienen fósforo, la falta de este elemento interfiere probablemente la divjsión celular normal lo que dificulta el crecimiento. Las combinaciones de fosfatos con azúcares, la adenosina y otros compuestos desempeñan un papel importante en la transformación de los hidratos de carbono, grasas, aminoácidos y otras substancias orgánicas, que tiene lugar en el metabolismo general de la planta. Es particularmente importante en diversas transferencias de energía, como las que ocurren durante la fotosíntesis y la respiración. El fósforo parece incrementar el desarrollo de la raíz y en muchas plantas acelera el desarrollo y la maduración, particularmente de los cereales.

El *potasio* parece ser necesario para el correcto metabolismo hidrocarbonado de la planta. No se sabe bien si afecta directamente a la síntesis de los hidratos de carbono o es importante principalmente para facilitar la digestión y translocación de los hidratos de carbono. En todo caso, cuando el potasio es deficiente, los órganos de almacenamiento como las raíces, tubérculos y semillas son pequeños y arrugados. Las patatas, que son principalmente cosecha hidrocarbonada, dan rendimientos mejores cuando se les suministran abonos potásicos abundantes. Se ha demostrado que los tubos cribosos del floema, de las plantas con carencia de potasio, a través de los cuales son transportados los hidratos de carbono a las diferentes partes del vegetal, degeneran en parte. Se ha comprobado igualmente que cuando las plantas disponen de un abundante suministro de potasio son más resistentes a las enfermedades y a los daños causados por los insectos.

El *nitrógeno* se utiliza principalmente en la síntesis de las proteínas. Puesto que todas las proteínas contienen nitrógeno y como quiera que estas proteínas se encuentran en todas las células vivas, la importancia de un suministro de nitrógeno asimilable a la planta, es evidente. Es absolutamente indispensable para el crecimiento, afectando particularmente el crecimiento de las partes aéreas de las plantas. El nitrógeno es también un constituyente de la clorofila. La deficiencia de nitrógeno se manifiesta en seguida en el color del follaje, que amarillea. El exceso de nitrógeno puede motivar un excesivo crecimiento vegetativo, determinando la formación de tallos débiles y tiernos y follaje jugoso susceptible a los daños producidos tanto por los insectos como por los hongos. En cultivos como los de la col y de la lechuga, el crecimiento incrementado de esta clase, si no se realiza en exceso, puede resultar ventajoso, pero en cultivos destinados a la obtención de semillas, frutos u órganos de almacenamiento, como las de cereales, tomates y patatas, es decididamente una desventaja puesto que se incrementa el crecimiento vegetativo y se suprime el desarrollo de las semillas y de los órganos de reserva. Los cultivos de cereales como el trigo, avena y cebada presentan también mayor tendencia a echarse cuando se les proporciona nitrógeno en exceso.

El *calcio*, que se añade generalmente al suelo en forma de cal, desempeña un papel muy importante en la absorción de otras substancias minerales del terreno. En primer lugar, neutraliza a los ácidos que de otro modo impedirían la

Escaneado con CamScanner

adecuada absorción de minerales. Ejerce también un efecto antitóxico sobre muchas substancias venenosas que se hallan en el suelo impidiendo de este modo que causen daño a las plantas. Debido a su influencia sobre los coloides del suelo, tiende a esponjar la tierra obteniéndose de este modo una mejor aireación, mejor drenaje y una temperatura más favorable, con lo cual se favorece el desarrollo de las raíces. Es muy importante en el proceso de la absorción no sólo porque influye sobre la penetración de otros minerales sino, además, porque mediante la formación de jabones de calcio y proteinatos de calcio, contribuye en gran medida a la conservación de la semipermeabilidad de las membranas de las células vegetales. En ausencia de calcio la planta no sólo es incapaz de incorporar los minerales necesarios sino que permite la salida de muchas substancias presentes en los pelos radicales.

Se ha mencionado ya que las células de los pelos radicales contienen pectato cálcico, coloide hidrófilo que les permite imbibirse de agua. Esta substancia, forma también el material de cementación que mantiene unidas a las células de la planta, siendo generalmente la primera substancia que se deposita al formarse las nuevas membranas celulares. Por consiguiente, es esencial para un buen crecimiento de la planta que pueda disponer de un suministro adecuado de calcio. Si éste falta, mueren las regiones meristemáticas de la planta situadas en los vértices vegetativos. El vigor general de la planta es influido en gran medida por el calcio. En las células del vegetal se combina con frecuencia con ácidos resultantes del metabolismo ordinario, con lo que éstos quedan neutralizados impidiéndose toda acción perjudicial por parte de los mismos. Así, los cristales de oxalato cálcico se encuentran muy frecuentemente en los vegetales, resultando de la unión del calcio y del ácido oxálico. De ésta y de otras maneras, el calcio desempeña un papel importante en la vida de la planta.

El *azufre* forma parte, por lo menos, de tres de los aminoácidos que concurren a la formación de las proteínas. Puesto que casi todas las proteínas que se encuentran naturalmente presentes en las plantas contienen ya dichos aminoácidos, es evidente que el azufre sea necesario para la síntesis de las proteínas. Los aceites de mostaza, que se encuentran principalmente en la familia de la mostaza (Crucíferae) contienen asimismo azufre. El ***glutatión*** es una substancia autooxidable que puede tomar oxígeno de la atmósfera y cederlo luego a otros compuestos celulares, determinando la oxidación de los mismos, debido a lo cual desempeña un papel importante en la respiración. Estas propiedades del glutatión dependen de los grupos de azufre que contiene. El azufre es asimismo importante para las plantas en otros aspectos. Aunque la mayoría de los suelos contienen generalmente el azufre suficiente para subvenir a las necesidades de las plantas, existen algunas localidades en las cuales se encuentra en déficit. En algunas regiones de Washington y Oregón, se han obtenido importantes cosechas de alfalfa y de otras plantas mediante la adición de yeso, $CaSO_4$, al suelo. Estas cosechas incrementadas se atribuyen principalmente al azufre contenido en el yeso.

Escaneado con CamScanner

En conclusión, debe subrayarse que, si se desea que la planta prospere, se le deben suministrar en equilibrio adecuado todas las substancias inorgánicas esenciales. Si una de ellas es deficiente, su falta se manifestará muy pronto en el crecimiento de la planta independientemente de las cantidades de todas las demás substancias disponibles.

Escaneado con CamScanner

Recolección del cáñamo en Kentucky. *(Fotografía cortesía del Soil Conservation Service, U. S. Department of Agriculture.)*

8. Los tallos

CARACTERES GENERALES

Características propias de los tallos. Los tallos constituyen típicamente el soporte mecánico para las hojas, flores y frutos, al propio tiempo que un camino de transporte entre estos órganos y las raíces. Aunque la mayoría de los tallos son formaciones aéreas erguidas, algunos permanecen debajo del suelo, otros rastrean por su superficie, y todavía hay otros tan reducidos y poco visibles que las plantas que los poseen se denominan acaules. Los tallos presentan ciertas características morfológicas mediante las cuales se distinguen de las otras partes de la planta principalmente de las raíces, con las que es más fácil confundirlos, en especial cuando se trata de tallos subterráneos. Los verdaderos tallos

Escaneado con CamScanner

salen de las yemas, poseen nudos y entrenudos, llevan en sus nudos hojas y yemas y, en ocasiones, raíces y presentan ciertos rasgos peculiares, como son cicatrices foliares, cicatrices de escamas de yemas, y lenticelas (fig. 8-4). En su estructura interna se caracterizan por presentar un sistema vascular altamente diferenciado. Las formaciones que presentan los vegetales inferiores semejantes a los tallos de los superiores carecen de los caracteres externos indicados, así como de otros propios de los verdaderos tallos, hallándose desprovistos asimismo de sistema vascular.

Origen y crecimiento de los tallos. Los tallos se desarrollan a partir de meristemos apicales o yemas. El primer tallo o yema, aparece durante la organización del embrión y recibe generalmente el nombre de plúmula. Puede estar formado por diversos nudos, no alargados, y de uno o más primordios foliares. El crecimiento en longitud de los tallos es debido a la actividad de las regiones meristemáticas de las yemas terminales o laterales y no sólo se verifica en virtud del aumento del número de las células sino también debido al alargamiento de las células ya presentes en la yema. Por consiguiente, el extremo del tallo puede dividirse en zonas comparables a las de la raíz. Por tanto, no existe ninguna formación semejante a la cofia encima de la región meristemática del tallo. Generalmente, las hojas de varios nudos del tallo están plegadas sobre el ápice de éste protegiendo así a esta región incluso en el caso de las yemas de expansión activa (fig. 9-1). Mientras que la región de alargamiento de la raíz mide por término medio de 2 a 10 mm de longitud, la del tallo en crecimiento abarca de 2 a 10 cm, pudiendo comprender varios nudos y entrenudos (fig. 8-1, *A*). Por debajo de esta región de crecimiento situada en el ápice, los tejidos se diferencian completamente y cesan de alargarse, aunque en las dicotiledóneas y gimnospermas, continúa el crecimiento en espesor del tallo. En las monocotiledóneas el alargamiento se produce en las bases de los entrenudos cercanos al ápice así como en el propio ápice del tallo (fig. 8-1, *B*). En muchos árboles y arbustos, el crecimiento total en longitud de los tallos en cualquier año se realiza durante un corto período en la primavera. Durante el resto de la estación vegetativa, se diferencian nuevas yemas en los ápices de los tallos y en las axilas de las hojas.

Yemas. Las yemas son brotes sin desarrollar y sin alargarse, que frecuentemente están dormidos. En ocasiones son simplemente masas indiferenciadas de células meristemáticas. En otros casos, son estructuras más complejas, constituidas por varios nudos y cortos entrenudos sin extender, estando todo el conjunto recubierto por hojas muy apretadas parcialmente diferenciadas. En las plantas perennes, las yemas son durmientes durante las condiciones desfavorables para el crecimiento que reinan a fines de otoño y durante el invierno. En dichas épocas las yemas más prominentes están protegidas por una serie de escamas superpuestas que generalmente son hojas especializadas. Las ***escamas de las yemas*** (fig. 8-4, *B*) están frecuentemente recubiertas con pelos o cera, lo que aumenta su eficiencia como órganos protectores. Cuando las yemas se hallan

Escaneado con CamScanner

protegidas de este modo por escamas, se dice que son ***yemas recubiertas*** o ***protegidas*** (figs. 8-2, 8-3); las que están desprovistas de escamas se denominan ***yemas desnudas.*** Las plantas herbáceas presentan yemas desnudas. Las yemas recubiertas son generalmente mayores y más visibles que las desnudas. Muchas yemas son casi microscópicas, mientras que otras son muy grandes. La cabeza de una col, por ejemplo, constituye una yema extraordinariamente grande.

La mayoría de las yemas de una planta permanecen sin desarrollarse durante períodos indefinidos de vida y por esta razón reciben el nombre de ***yemas durmientes*** a diferencia de las restantes ***yemas activas*** o ***en desarrollo.*** Nunca se desarrollan salvo en condiciones excepcionales. Si se corta, por ejemplo, el extremo de una ramita, las yemas que ordinariamente no se habrían desarrollado pueden reanudar su desarrollo.

Algunas yemas dan lugar únicamente a brotes vegetativos formados por tallos y hojas. Estas yemas reciben a menudo el nombre de ***yemas foliares,*** aunque serían más apropiados los nombres de ***yemas del tallo*** o ***yemas vegetativas.*** Otras pueden dar lugar únicamente a flores, recibiendo el calificativo de ***yemas florales*** o bien, puesto que las flores dan lugar a frutos, el de ***yemas frutales.***

FIG. 8-1. *A*, región de alargamiento del tallo de una planta dicotiledónea, el guisante de olor *(Lathyrus odoratus).* El extremo del tallo *(izquierda)* se marcó con trazos situados a 2 mm de distancia; *(derecha)* el mismo tallo dos días más tarde. Adviértase que el crecimiento en longitud está limitado a los nudos y entrenudos superiores, afectando en este caso a una distancia de unos 24 mm a partir del ápice del tallo. *B*, región de alargamiento en un tallo de una monocotiledónea *(Tradescantia zebrina).* La planta *(izquierda)* ha sido marcada con trazos situados a 2 mm de distancia; *(derecha)* su aspecto al cabo de tres días. Véase cómo el principal alargamiento, indicado por líneas a trazos, tuvo lugar en la base de cada uno de los entrenudos próximos al ápice. El crecimiento del ápice queda oculto por las hojas. El alargamiento en la base de los entrenudos es debido a la actividad de los meristemos intercalares. *(Dibujado por Florence Brown.)*

Escaneado con CamScanner

Y todavía hay otras que pueden dar lugar tanto a brotes vegetativos como a flores, por lo que reciben el nombre de ***yemas mixtas.*** Las denominadas «yemas frutales» del manzano son, en realidad, yemas mixtas. La mayoría de las yemas axilares son yemas foliares, mientras que las yemas que se presentan en los ápices de los tallos son generalmente yemas mixtas, como en el caso de muchas yemas terminales del castaño de Indias. Los melocotoneros y algunos arces forman yemas florales separadas.

Según su posición en el tallo, las yemas pueden clasificarse en ***terminales, axilares, accesorias*** y ***adventicias.*** En sentido estricto, todas las yemas del tallo, exceptuando las terminales, pueden denominarse yemas laterales, pero este término se aplica más comúnmente como sinónimo de las axilares.

Las ***yemas terminales,*** es decir, las situadas en los extremos de las ramas, se encuentran en muchas plantas y son particularmente visibles en muchos árboles y arbustos (figs. 8-2, 8-3). Con frecuencia son las yemas mayores de la planta y generalmente dan lugar al principal crecimiento en longitud de las plantas o de las ramas que las llevan.

Las ***yemas axilares*** o ***laterales,*** se forman en las axilas de las hojas (figuras 4-1, 8-4). Estas yemas axilares son a menudo invisibles a causa de su pequeño tamaño. La mayoría permanecen dormidas, pero la desaparición o la muerte de una yema terminal hace que entren en actividad. Puesto que las yemas axilares que se desarrollan originan generalmente los brotes vegetativos, el tipo de ramificación de un vegetal está estrechamente relacionado con la posición de estas ramas sobre el tallo y, por consiguiente, con la filotaxia del vegetal. Así, pues, los arces tienen las hojas opuestas con una yema en la axila de cada hoja y, las ramas son también opuestas.

Algunas especies vegetales forman regularmente por encima o al lado de las yemas axilares, otras yemas adicionales denominadas ***accesorias,*** o, en ocasiones, ***supernumerarias.*** En el arce plateado y en el melocotonero, por ejemplo, se forman yemas accesorias en ambos lados de la yema axilar (fig. 8-2, *B*). Estas yemas accesorias son las yemas florales. En el nogal ceniciento (fig. 8-2, *C*) y en el nogal común, se forman yemas accesorias por encima de la yema axilar.

Las ***yemas adventicias*** aparecen irregularmente en la planta no sólo en el tallo sino también en la raíz y, en algunas especies, sobre la hoja. Cuando se cortan las ramas del sauce, se forman muchas de estas yemas en las proximidades de la superficie cortada; cuando se plantan esquejes de raíces de boniato, las yemas adventicias originan los brotes que dan lugar a nuevas plantas. Las hojas de *Bryophyllum* colocadas sobre un suelo húmedo desarrollan asimismo brotes a partir de yemas adventicias situadas en las escotaduras de las hojas (fig. 4-26). Las yemas adventicias sirven pues para propagar vegetativamente a las plantas. Dan lugar también a los vástagos de los manzanos y de otras especies.

Nudos y entrenudos. Los ***nudos*** son las zonas del tallo donde salen las hojas. Las yemas axilares aparecen también en los nudos. La región com-

Escaneado con CamScanner

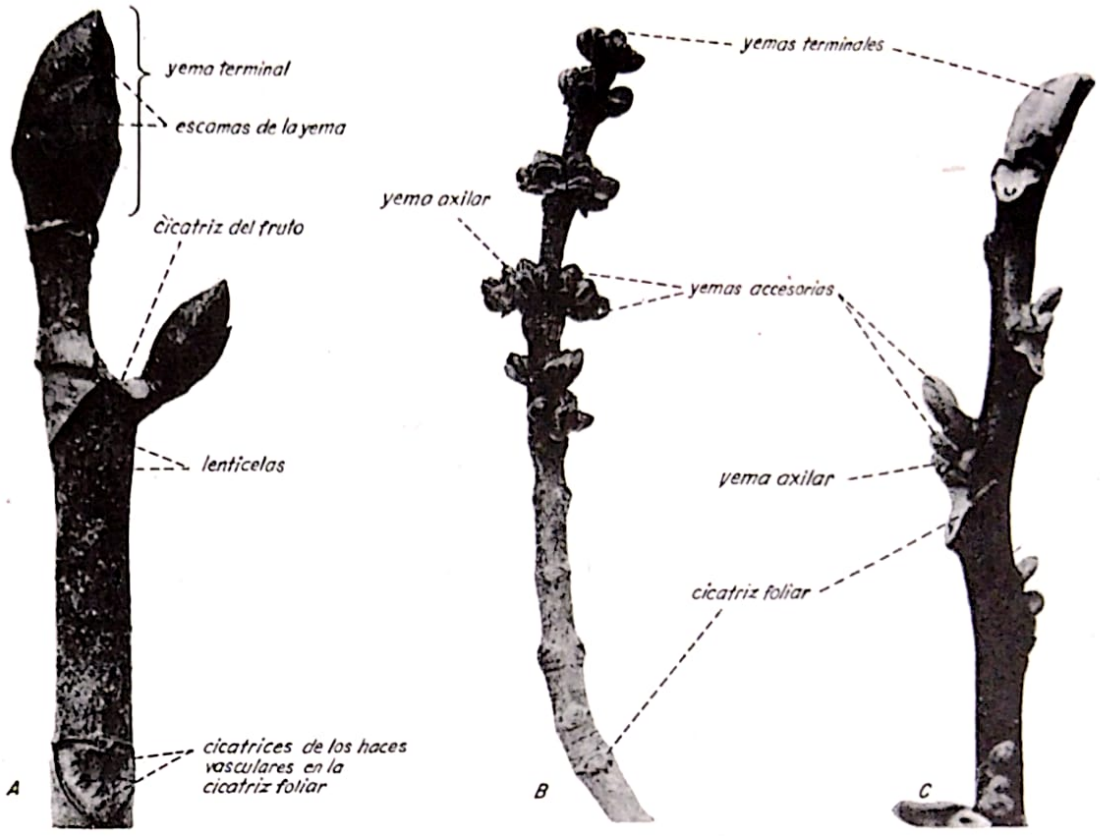


FIG. 8-2. Ramitas con yemas y señales exteriores en troncos durmientes. *A*, castaño de Indias; *B*, arce plateado; *C*, nogal ceniciento.

prendida entre dos nudos sucesivos se denomina ***entrenudo*** (figs. 4-1, 8-4). En muchas dicotiledóneas no existe gran diferencia en el aspecto entre nudos y entrenudos, incluso en tallos adultos. Sin embargo, en las monocotiledóneas, como el maíz, los nudos, llamados con frecuencia «junturas» aparecen algo hinchados y contrastan por ello con los entrenudos más delgados. Todo el entrenudo de las gramíneas se halla frecuentemente rodeado por la base envainadora de la hoja, de manera que la hoja parece nacer en el nudo inmediatamente superior (fig. 4-4, III). El número de hojas que se encuentran en cada nudo es específico para cada clase de plantas. Los nudos de las plantas con filotaxia opuesta o verticilada son generalmente más abultados que en las plantas con filotaxia espiralada. La anatomía interna del nudo es diferente de la del entrenudo debido a la conexión del sistema vascular de la hoja con el del tallo.

Cicatrices y lenticelas. Las ***cicatrices foliares*** son las señales que quedan sobre los tallos de las plantas caducas allí donde estaban implantadas las hojas (fig. 8-4). Señalan el lugar donde se produjo la capa de abscisión, en la base del pecíolo. Si se observan cuidadosamente dichas cicatrices, se aprecian en ellas las ***cicatrices vasculares*** (figs. 8-2, *A*; 8-4, *B*) debidas a los extremos

Escaneado con CamScanner

rotos de los haces vasculares que antes penetraban en el pecíolo procedentes del tallo. Existen generalmente tantas de estas cicatrices vasculares como venas principales tenía la hoja. La forma de la cicatriz foliar es específica para cada especie vegetal y puede emplearse hasta cierto punto para la identificación de los árboles durante el invierno. Las ***cicatrices de escamas de las yemas,*** se presentan formando grupos compactos sobre el tallo y señalan los lugares donde antes se implantaban las escamas de las yemas (fig. 8-4, *B*). Estas cicatrices son muy pequeñas y estrechas, pero al hallarse agrupadas forman en conjunto un anillo muy visible alrededor del tronco. La mayoría de ellas son debidas a las escamas de yemas terminales, y puesto que cada año se forman nuevas yemas terminales, la edad y el crecimiento anual en longitud del tallo pueden determinarse observando el número de tales anillos y la distancia que los separa.

Las ***cicatrices de flores y frutos*** (fig. 8-2, *A*) señalan los lugares donde anteriormente se implantaban las flores y los frutos. Son a veces muy visibles como en el caso del castaño de Indias y en algunos árboles frutales.

Las ***lenticelas*** aparecen sobre los tallos leñosos en forma de pequeñas

FIG. 8-3. Yemas abiertas del nogal americano, mostrando las escamas de la yema dobladas hacia fuera y las hojas que emergen.

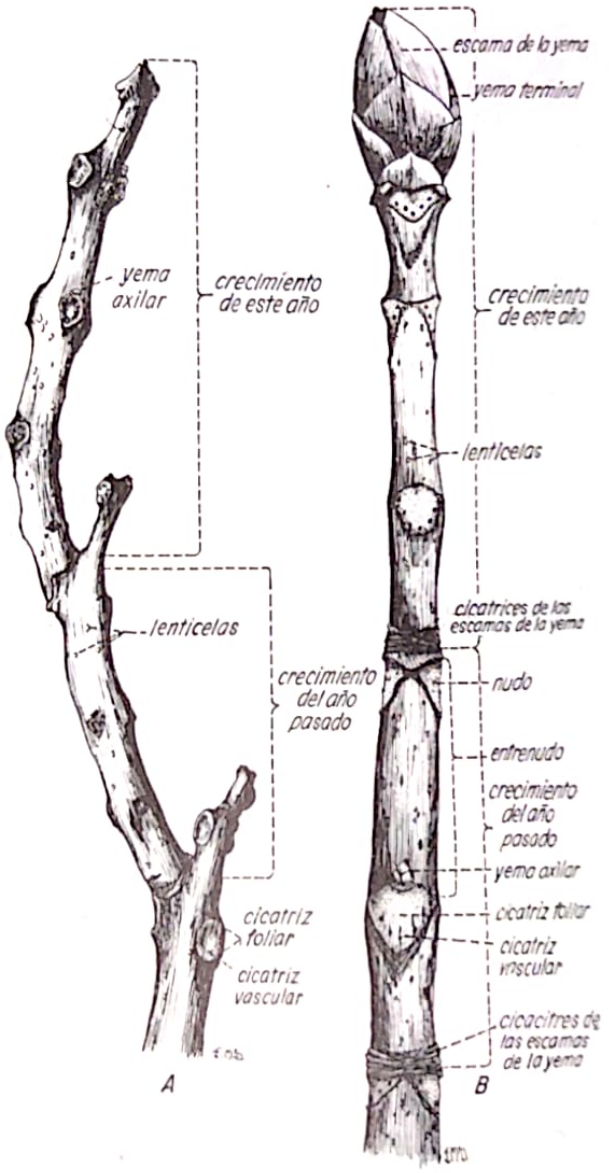


FIG. 8-4. *A*, ramita de catalpa, con crecimiento simpodial; *B*, ramita de castaño de Indias, con crecimiento monopodial. Ambas presentan las señales características del tallo. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

Escaneado con CamScanner

FIG. 8-5. Árboles, arbustos y hierbas en el bosque nacional de Allegheny, Pensilvania. Entre los árboles figuran el pino de tea, roble blanco, arce duro y sasafrás; los arbustos comprenden el laurel de montaña, *Azalea*, y una variedad de gayuba; entre las hierbas figuran la pirola, helechos y matas de gramíneas. *(Fotografía del U. S. Forest Service, tomada de F. D. Kern, The Essentials of Plant Biology, Harper & Brothers, Nueva York, 1947.)*

aberturas o poros, ligeramente elevados o mamelonados (fig. 8-2, *A*; 8-4). Facilitan el intercambio gaseoso entre el interior del tallo y la atmósfera que los rodea. La forma y el tamaño de las lenticelas son características de cada especie, siendo particularmente visibles en los tallos jóvenes. En la corteza del cerezo y del abedul y en los tallos del saúco, aparecen formando señales transversas prominentes. Las lenticelas son estructuras multicelulares (fig. 8-26) frecuentemente situadas en el tallo en los lugares que previamente ocupaban los estomas.

Tamaño y forma de los tallos. Los tallos presentan amplias variaciones de tamaño, forma y estructura. Su longitud varía desde menos de un centímetro hasta muchos metros, alcanzando las máximas alturas las maderas rojas gigantes de la costa del Pacífico en Norteamérica. Su espesor varía desde estructuras casi del grosor de un cabello hasta troncos de 15 metros de diámetro. Algunos tallos son tiernos, carnosos, o acuosos, mientras que otros son leñosos y duros.

La clasificación de las plantas en ***hierbas, arbustos*** y ***árboles*** (fig. 8-5) depende del tamaño y del carácter leñoso de los tallos. Las ***hierbas*** son plantas ca-

Escaneado con CamScanner

FIG. 8-6. Tallos columnares del bambú.

FIG. 8-7. Tipo de ramificación delicuescente de la goma dulce *(Liquidambar styraciflua). (Fotografía cortesía de F. D. Kern.)*

rentes de tallos leñosos persistentes aéreos. Pertenecen a este grupo muchas de las plantas de escaso porte, provistas de tallos suculentos o carnosos. Los ***arbustos*** y ***árboles*** son plantas perennes de tallo leñoso, siendo los arbustos generalmente más bajos que los árboles y estando formados por diversos troncos principales mientras que los árboles constan generalmente de un solo tronco o eje.

Los troncos grandes y aparentes de los árboles presentan diversas formas. El ***tallo columnar*** es cilíndrico, sin ramificaciones, y lleva generalmente en su extremo un grupo de hojas. Las palmeras, el bambú y otras muchas monocotiledóneas presentan este tipo de tallo (fig. 8-6). Los tallos ramificados son de dos tipos, ***fluyente*** y ***delicuescente.*** El tipo ***fluyente*** está formado por un tallo vertical principal, denominado tronco, que se adelgaza desde la base hasta el ápice. Del mismo parten ramas horizontales radialmente hacia fuera. Típicamente, las ramas inferiores son las más largas y las más viejas mientras que las superiores son las más cortas y jóvenes, todo lo cual proporciona al árbol una forma cónica (fig. 8-8). El abeto y el falso abeto corresponden a este tipo. El tipo ***delicuescente*** consta de un tallo principal vertical o tronco que se eleva hasta cierta distancia por encima del suelo y allí se divide en diversas ramas, las cuales se ramifican a su vez varias veces, lo que hace parecer que el tronco se funde o adquiere un aspecto delicuescente (fig. 8-7). Esta forma es típica de los troncos de muchos árboles caducos, como, por ejemplo, el roble, el arce y el olmo. Cuando un árbol crece en un espacio abierto, sus ramificaciones adquieren un aspecto diferente de cuando crece junto a otros formando un grupo. En los bosques, las ramas inferiores particularmente están a menudo apretadas o despro-

Escaneado con CamScanner

vistas de luz suficiente por lo que no se desarrollan normalmente. A consecuencia de ello el tronco principal crece hasta alcanzar mayor altura. El mejor desarrollo del tipo delicuescente se observa generalmente en árboles que crecen en espacios abiertos.

Ramificación monopódica y simpódica. Según se ha indicado, el tipo de ramificación de los tallos está estrechamente relacionado con la posición de las yemas vegetativas. Puesto que muchas yemas son durmientes, y puesto que las que no se desarrollan, por diversas razones, no crecen con igual intensidad, las ramas no son tan regulares en su disposición como las yemas y las hojas. El tipo de ramificación de las plantas cultivadas está frecuentemente muy alterado por la poda.

En algunas plantas leñosas las yemas terminales inician su desarrollo muy a comienzos de la estación vegetativa y en otoño constan ya de un número definido de nudos y entrenudos, junto con todas las hojas que producirá la rama en la primavera siguiente. En las yemas terminales del castaño de Indias (fig. 8-4, *B*) pueden hallarse no sólo todas las hojas que producirá la rama, sino también los primordios de las escamas de la próxima yema terminal. El alargamiento efectivo de uno de estos tallos se realiza regularmente, en línea recta, añadiéndose el crecimiento producido en años sucesivos directamente a continuación de la parte de tallo formada ya previamente. Este tipo de crecimiento se denomina ***monopodial.*** De la misma manera, las yemas laterales pueden dar lugar a las ramas. En ocasiones nace en el centro de una yema terminal un ramillete de flores. Cuando esto ocurre, el desarrollo de las flores y de los frutos señala el término del crecimiento de la rama principal y al año siguiente una o varias yemas laterales se desarrollarán dando origen a ramas laterales. El desarrollo monopodial se realiza en

FIG. 8-8. Tipo de ramificación fluyente del abeto del Canadá (*Tsuga canadensis*). (*Fotografía por C. F. Jenkins, tomada de F. D. Kern, The Essentials of Plant Biology, Harper & Brothers, Nueva York, 1947.*)

Escaneado con CamScanner

el eje principal o tronco de los árboles de follaje perenne con ramificación influyente y en las ramas de muchos árboles caducos con ramificación delicuescente o fluyente. El pino, falso abeto, castaño de Indias y arce son ejemplo de ello, presentando los tres primeros ramificación fluyente, y delicuescente los dos últimos.

En la catalpa y otros árboles se presenta un tipo diferente de desarrollo (fig. 8-4, *A*). Ninguna de las yemas de los tallos de este tipo de árboles es muy aparente, y las yemas durmientes están prácticamente indiferenciadas. El ápice o punta del tallo está formada por una masa de células meristemáticas activas que continúan el crecimiento y la formación de nudos y entrenudos durante la estación vegetativa. Regularmente las partes jóvenes del tallo mueren al término del año y al llegar la estación siguiente el crecimiento se reanuda a partir de una o más yemas laterales situadas a varios nudos por detrás del ápice. Este tipo de crecimiento origina una serie de ramas cortas, cada una de las cuales está implantada al lado de la que inmediatamente la precede, formando en conjunto una línea quebrada o irregular. Frecuentemente las partes muertas de las ramas persisten durante varios años. Este tipo de crecimiento se denomina ***simpodial.***

Plantas ***anuales, bienales*** y ***perennes.*** Las plantas se clasifican en anuales, bienales y perennes según el número de años que viven, que depende, a su vez, frecuentemente de la naturaleza de los tallos. Plantas ***anuales*** son aquellas que salen de la semilla, alcanzan la madurez y mueren dentro de una estación vegetativa. Ejemplos de las mismas son las judías, el rábano y las lechugas. Estas plantas poseen generalmente tallos herbáceos. Las plantas ***bienales*** son las que necesitan dos años para desarrollarse por completo. Durante la primera estación vegetativa, las semillas germinan, y las plantas jóvenes formadas desarrollan generalmente una roseta de hojas, almacenando alimentos en sus raíces. Durante la segunda estación vegetativa alcanzan la madurez, producen flores y semillas, y mueren. Ejemplos de plantas bienales son las coles, la remolacha, el digital y el gordolobo. Los tallos de las plantas bienales son también herbáceos. Las plantas ***perennes*** son las que viven por un espacio de tiempo superior a los dos años, alcanzando en el caso de algunos árboles forestales centenares de años. En general se distinguen dos tipos de plantas perennes, las que poseen tallos herbáceos y las que los tienen leñosos. El tipo herbáceo tiene tallos aéreos que mueren anualmente y partes subterráneas que viven durante el invierno y que al llegar la estación siguiente originan nuevos brotes. Ejemplos de plantas herbáceas perennes son el espárrago, el ruibarbo y muchas gramíneas. Los tipos leñosos presentan tallos aéreos que viven durante muchos años. Cada año se añade un nuevo crecimiento estacional al que ya tenían, y el tallo aumenta de diámetro, principalmente por adición de nueva madera. Los árboles y arbustos son perennes leñosas.

Escaneado con CamScanner

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tacna 250 - Magdalena

ANATOMÍA DEL TALLO

Teniendo en cuenta lo dicho a propósito de la diversidad general de forma y de tipo de crecimiento de los tallos, no causará sorpresa que exista también una gran diversidad en lo que a la estructura interna se refiere. En este aspecto los tallos de las dicotiledóneas difieren de los de las monocotiledóneas, así como también de los de las gimnospermas y de plantas vasculares inferiores. Incluso en las dicotiledóneas, la estructura interna de las plantas herbáceas es a menudo diferente del de las leñosas y los tallos de las enredaderas son generalmente diferentes de los demás. Dentro de estos grandes grupos existen asimismo muchas variaciones en la disposición y en las proporciones relativas de los tejidos. A continuación se examinan sólo algunas formas representativas.

TALLOS DE LAS DICOTILEDÓNEAS. TEJIDOS PRIMARIOS

Origen de los tejidos. Si se examina al microscopio una sección delgada del ápice o punta del tallo cortada perpendicularmente a la dirección longitudinal del eje, se verá que está constituido por células todas ellas esencialmente iguales entre sí (fig. 8-10, *A*). Estas células constituyen el ***promeristemo*** o ***meristemo apical.*** Las células de este promeristemo son células parenquimáticas con grandes núcleos y citoplasma denso (fig. 9-1, *B*). Si el tallo se encuentra en estado de crecimiento activo muchas de estas células se hallarán en estado de división. Algunas de las células hijas formadas mediante estas divisiones crecen y se dividen de nuevo, determinando todo ello la expansión y progresión del ápice. Las células del mismo extremo conservan su condición meristemática, pero muchas de las situadas por detrás de ellas más pronto o más tarde dejan de dividirse y se transforman en células y tejidos adultos. Por consiguiente, si se practica un corte a escasa distancia del extremo, las células que se observan no serán ya todas iguales entre sí, sino que se apreciará la existencia de determinadas regiones bien definidas (fig. 8-10, *B*).

En los tallos de las dicotiledóneas, la capa externa, o a veces varias de las capas externas de células parenquimáticas reciben el nombre de ***protodermo;*** varios grupos o bandas de células más pequeñas que constituyen un círculo en sección transversal se denominan bandas del ***procambium;*** y una masa de células parenquimáticas que rellenan el espacio restante constituyen el ***meristemo fundamental.*** Estas tres regiones constituyen los ***meristemos primarios*** y darán lugar, después de ulterior diferenciación, a los ***tejidos primarios.*** Representan por consiguiente un estado de transición entre el promeristemo

Escaneado con CamScanner

y los tejidos primarios y pueden considerarse como simples regiones del meristemo apical. Todas las células de estas regiones, aunque presenten cierto grado de diferenciación, son células parenquimáticas que continúan dividiéndose, pero las divisiones que se producen tienen lugar cada vez con menor frecuencia, hasta que cesan del todo cuando los tejidos primarios están desarrollados (fig. 8-10, *C*).

El protodermo continúa dividiéndose y da lugar a la ***epidermis*** y, en algunos casos, también a capas subepidérmicas. Las células procambiales dan lugar al ***tejido vascular***, constituido por xilema, cambium y floema. En algunos casos, el tejido vascular está dispuesto formando los ***haces vasculares***, pero en algunos tallos forma un cilindro primario completo. Si se desarrolla un periciclo, está constituido por células parenquimáticas y se halla situado inmediatamente por fuera del floema primario. Se discute su presencia en algunos tallos, pero de todos modos parecería estar asociado con el tejido vascular y originarse a partir del procambium.

El meristemo fundamental origina el ***córtex***, los ***radios medulares*** y la ***medula***. En algunos tallos la capa más interna del tejido cortical constituye la ***endodermis***, pero en algunos casos no se halla claramente definida y ciertamente no se reconoce con la misma facilidad que en la mayoría de las raíces.

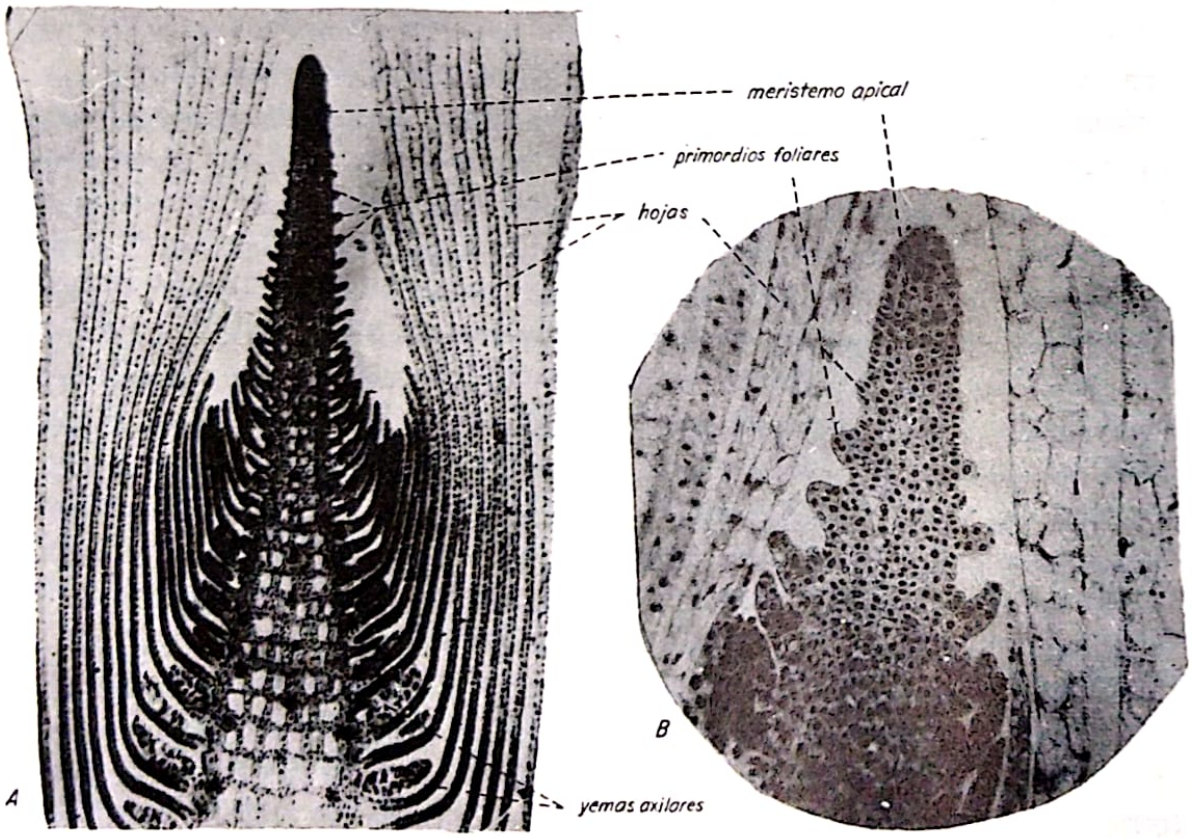


FIG. 8-9. Ápices de tallos en crecimiento de *Elodea canadensis*; *B*, porción terminal de *A*, aumentada.

Escaneado con CamScanner

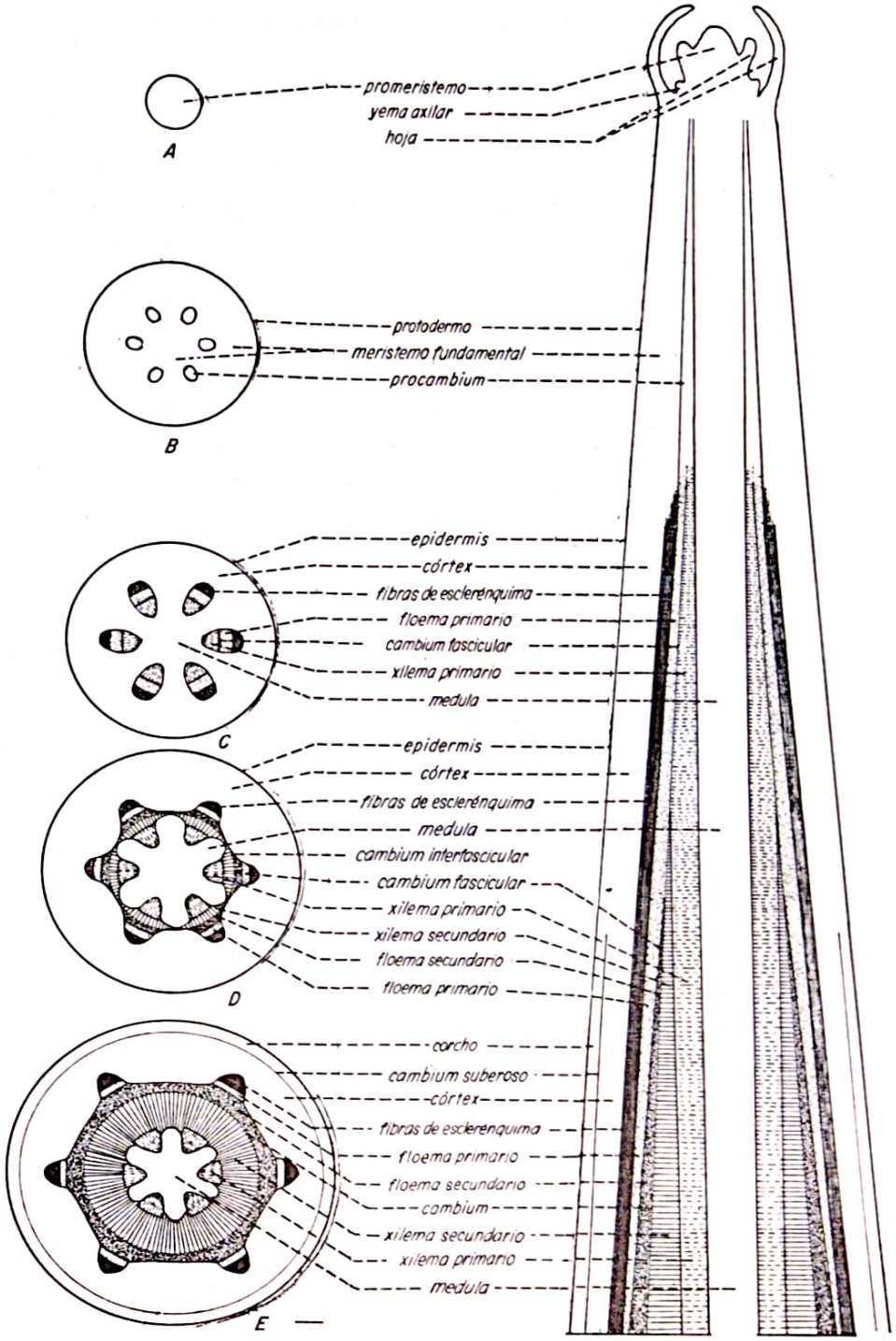


FIG. 8-10. Diagramas representativos del origen y disposición de los tejidos primarios y secundarios en el tallo de una planta dicotiledónea (tomando como modelo el tallo del girasol); a la derecha, sección longitudinal del tallo; a la izquierda, secciones transversales a diferentes distancias del ápice (*A-E*). *(Dibujado por Florence Brown.)*

Escaneado con CamScanner

Los tejidos primarios del tallo son la epidermis, el córtex, el floema, el cambium, el xilema, la medula y los radios medulares. Si están presentes, el periciclo y la endodermis son también tejidos primarios. Todos ellos se originan a partir de células resultantes de la actividad del meristemo apical y contribuyen esencialmente al crecimiento del brote. En la mayoría de las monocotiledóneas y en algunas plantas vasculares inferiores los tejidos primarios son los únicos que se forman.

Disposición de los tejidos primarios. En general, los tejidos primarios de los tallos de las dicotiledóneas presentan una disposición concéntrica (figuras 8-10, *C*; 8-11). La medula, constituida por una masa de tejido fundamental o parénquima, ocupa el centro del tallo. El tejido vascular consiste generalmente en haces vasculares separados, formados por floema, cambium y xilema, y dispuestos en forma de cilindro alrededor de la medula y localizados entre ésta y el córtex. El xilema de cada haz se halla próximo a la medula y el floema está dirigido hacia el córtex. El cambium, constituido generalmente por una única capa de células que conservan su condición meristemática y por consiguiente siguen dividiéndose, está localizado entre el floema y el xilema, en cada uno de los haces vasculares. Estos haces están separados entre sí por masas radiales de células parenquimáticas, denominadas radios medulares. Estos radios aparecen como extensiones de la medula dirigidos hacia el córtex por entre los haces. Si está presente, el periciclo se halla situado por fuera del tejido vascular, entre éste y el córtex. Puede estar formado por varias capas de células parenquimáticas.

En algunos tallos se encuentra una endodermis inmediatamente por fuera del periciclo. Así como en las raíces la endodermis es un tejido importante, raras veces se le observa en los tallos e incluso, cuando está presente, no ofrece generalmente la estructura bien definida que manifiesta en las raíces. El córtex queda por fuera de los haces vasculares formando un cilindro de tejido fundamental en la parte exterior del tallo, que en muchos aspectos se parece a la medula. La epidermis consta generalmente de una capa única de células que rodea a todos los demás tejidos y forma la capa externa del tallo joven.

Estructura de los tejidos individuales. Debe tenerse presente que existen grandes diferencias en la estructura de los tejidos de los tallos de las plantas dicotiledóneas. Las plantas leñosas, las plantas herbáceas y las enredaderas difieren mutuamente entre sí y, además, cada uno de estos grupos presenta variaciones. Por consiguiente, no es posible hablar de un tallo típico de dicotiledónea. No obstante, ciertos rasgos estructurales son más bien comunes y se pondrán de manifiesto en la descripción que sigue a continuación.

La epidermis. En general, la estructura de la epidermis (figs. 8-11; 8-12, *A*) del tallo difiere poco de la de la epidermis de las otras partes de la planta. Consiste generalmente en una sola capa de células parenquimáticas, algo alargadas en la dirección del eje longitudinal del tallo. Las membranas internas, próximas

Escaneado con CamScanner

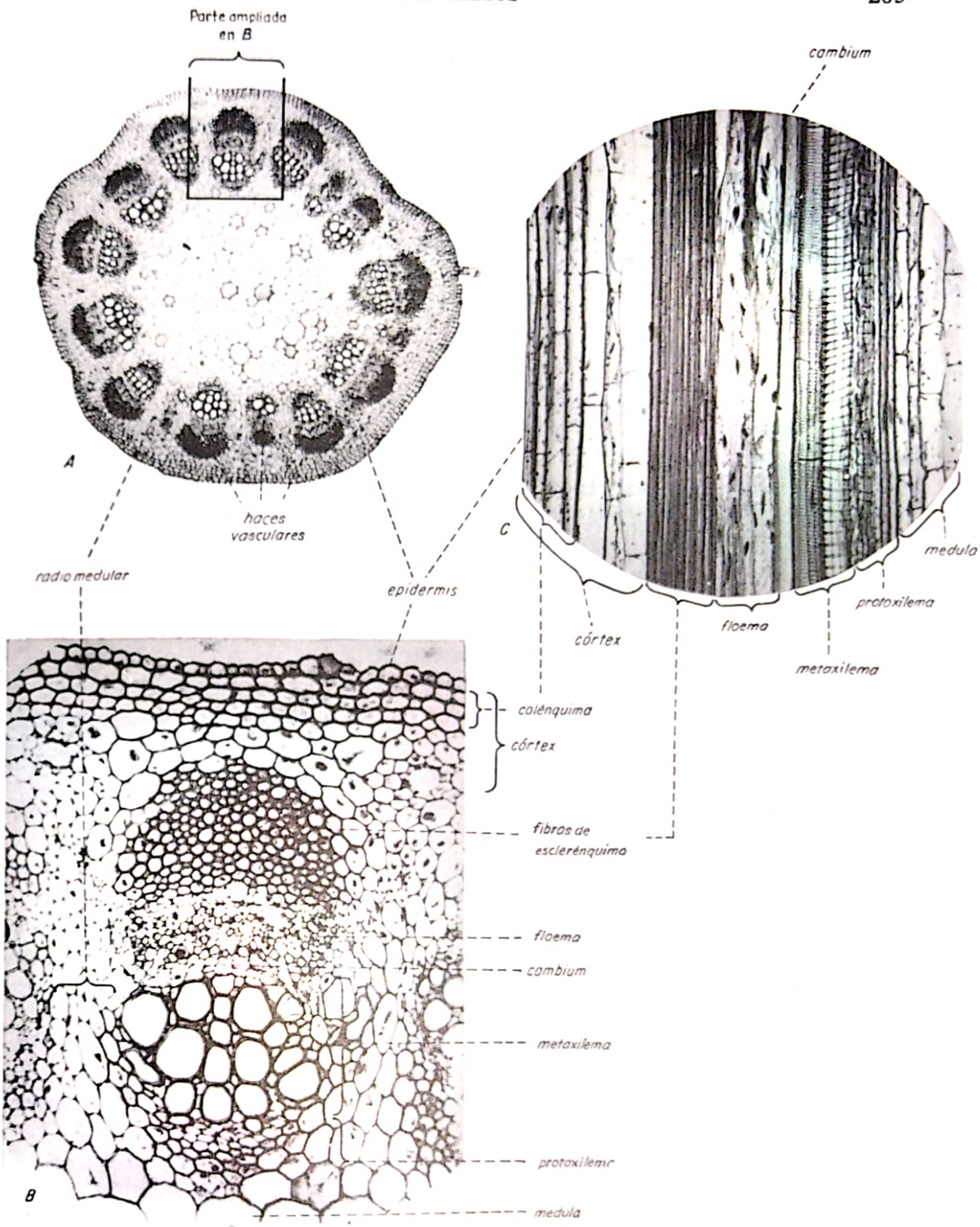


FIG. 8-11. Tejidos primarios del tallo de una dicotiledónea, el girasol *(Helianthus annuus)*. *A*, sección transversal completa; *B*, parte ampliada de *A*, mostrando la estructura de los tejidos individuales, incluyendo un haz vascular; *C*, sección longitudinal media ampliada de *A*, desde la epidermis a la medula, a través de un haz vascular. *(Microfotografías por D. A. Kribs.)*

Escaneado con CamScanner

al córtex, permanecen delgadas, mientras que las externas, expuestas al aire, son más gruesas y están generalmente cutinizadas. Se encuentran muchos estomas, los cuales, en las plantas leñosas, son reemplazados más tarde por lenticelas.

El córtex. El córtex (figs. 8-11; 8-12, *A*) se extiende desde inmediatamente detrás de la epidermis hasta el tejido vascular. La parte externa del córtex situada a continuación de la epidermis está constituida generalmente por células colenquimáticas, cuyas membranas presentan engrosamientos en los ángulos (fig. 2-7, *C*, *D*). Las células colenquimáticas contribuyen al soporte y fortalecimiento de los tallos jóvenes. La mayoría de las células del córtex son de parénquima, y están poco diferenciadas, excepto en tamaño, en comparación con las células meristemáticas, a partir de las cuales se originan. Generalmente sus membranas son delgadas y de forma más o menos redondeada, pero pueden presentar forma poligonal debido a la presión. Sin embargo, en ocasiones se encuentran células de esclerénquima representadas por células pétreas o fibras. Las capas externas de células corticales contienen frecuentemente cloroplastos, por lo que pueden realizar la fotosíntesis. Muchas de ellas almacenan alimentos.

La endodermis. A pesar de que sea frecuente en las raíces y en los tallos de la mayoría de las plantas vasculares inferiores, raras veces se encuentra una

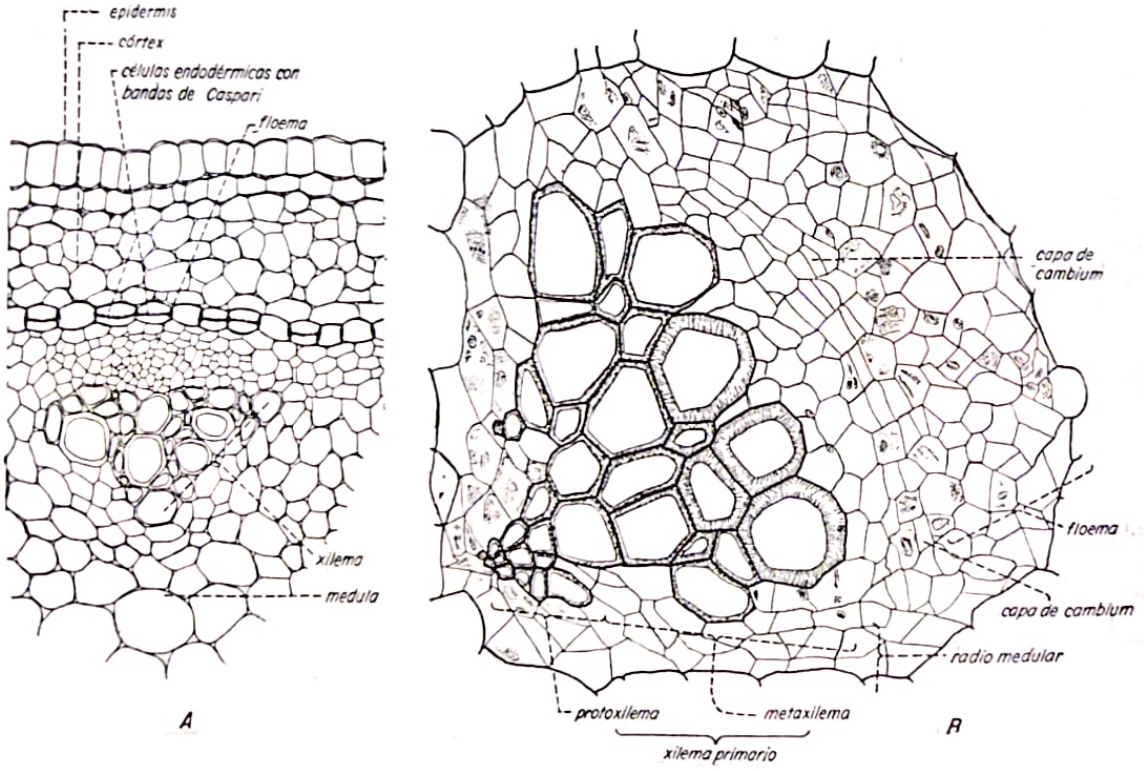


FIG. 8-12. *A*, parte de una sección transversal de tallo joven de *Nasturtium*, mostrando una endodermis bien definida con bandas de Caspari y otros tejidos primarios; *B*, sección transversal de un haz vascular del ricino *(Ricinus communis)* mostrando los tejidos primarios. *(A, dibujo de Helen D. Hill; B, de F. J. Kilmer.)*

Escaneado con CamScanner

endodermis en los tallos de las plantas con semillas. No obstante, unos pocos tipos de dicotiledóneas, como la *Nasturtium (Tropaeolum)* presentan una endodermis característica (figura 8-12, *A*). Cuando está presente, la endodermis constituye el límite interno del córtex, estando constituida por células parenquimáticas especializadas. Las membranas de las células endodérmicas están con frecuencia fuertemente engrosadas y las membranas radiales suberificadas. El espesamiento característico de las membranas de estas células está constituido por bandas denominadas bandas de Caspari. Algunas veces las células contienen almidón en abundancia.

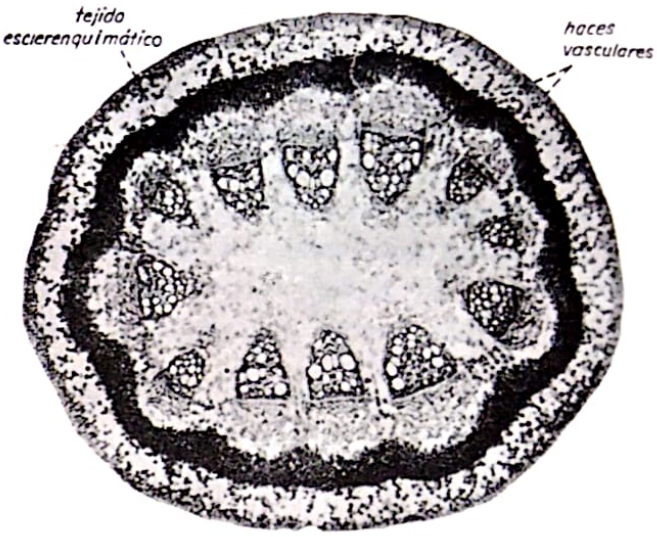


FIG. 8-13. Sección transversal del tallo de *Aristolochia* en el que se observa un anillo continuo (sección del cilindro) de fibras de esclerénquima por fuera del anillo de los haces vasculares.

El periciclo. En los tallos de muchas plantas vasculares es difícil observar al periciclo y algunos anatómicos consideran que falta por completo. Si está presente puede estar formado por varias capas irregulares de parénquima o quizás por fibras de esclerénquima.

Esclerénquima. Este tejido se halla presente en los tejidos primarios de muchos tallos. Puede estar formado por fibras o esclereidas (células pétreas). En algunos tallos con haces vasculares separados puede existir un grupo de fibras inmediatamente por fuera del floema de cada haz, como en el girasol (fig. 8-11). En otros tallos (fig. 8-13), estas fibras forman una banda continua o irregular alrededor del tejido vascular. El esclerénquima puede encontrarse en el córtex, en el floema o en el periciclo. Las fibras de esclerénquima pueden estar lignificadas, como en el cáñamo, o constituidas principalmente por celulosa, como en el lino. Contribuyen al fortalecimiento del joven tallo. Según se dijo en el capítulo 2, revisten gran importancia económica en aquellas plantas que, como el cáñamo y el lino, se utilizan para la fabricación de hilo, cordel y cuerda.

Los haces vasculares. En la mayoría de los tallos herbáceos y en muchos tallos leñosos de plantas dicotiledóneas, los cordones de procambium se diferencian muy pronto en haces vasculares separados, constituidos por floema, cambium y xilema (fig. 8-11). A veces pueden no formarse haces separados, en cuyo caso se desarrollan secciones concéntricas de estos tres tejidos. Cuando están presentes los haces separados, el xilema primario puede encontrarse ado-

Escaneado con CamScanner

sado a la medula y el floema primario por fuera. El cambium se halla siempre entre el floema y el xilema. En algunas dicotiledóneas, como los miembros de la familia del pepino y de la dulcamara, se encuentra otra sección de floema en cada haz vascular junto a la medula, es decir, entre el xilema y la medula. Los haces de este tipo, en los que el floema se encuentra en ambos lados del xilema, reciben el nombre de ***haces bicolaterales,*** mientras que aquellos en que existe una sola sección de floema externo al xilema se denominan ***haces colaterales.*** En el haz bicolateral, el cambium se encuentra ordinariamente entre el floema externo y el xilema. El haz colateral es el tipo corriente en las plantas dicotiledóneas.

El floema de cada haz (fig. 8-12, *B*) está formado por tubos cribosos, células acompañantes, floema, parénquima y, con frecuencia, fibras. Un tubo criboso y su célula acompañante son generalmente células hermanas formadas a partir de una misma célula del procambium. A menudo la célula acompañante se divide de nuevo transversalmente, formando de este modo dos o más células acompañantes adyacentes a un tubo criboso. Originariamente el tubo criboso posee núcleo y citoplasma, pero al alcanzar la madurez sólo permanece el protoplasma. Pueden observarse a menudo cordones citoplasmáticos que se extienden de un tubo criboso a otro a través de las placas cribosas. Las células acompañantes, incluso cuando adultas, conservan tanto el núcleo como el citoplasma. Los tubos cribosos son los canales de conducción de los alimentos por el tallo. El floema y el parénquima contienen con frecuencia alimento almacenado.

El *cambium* (fig. 8-12, *B*) está constituido generalmente por una sola capa de células situada entre el floema y el xilema y conserva su carácter meristemático. Por consiguiente, las células cambiales conservan la propiedad de dividirse. Son células de membranas delgadas, rectangulares en sección transversal pero considerablemente alargadas en la dirección del eje longitudinal del tallo. Generalmente tienen un núcleo muy grande y un citoplasma muy denso. Por división de las células del cambium se añaden nuevas células al floema y al xilema, dando lugar a los tejidos secundarios que se describirán más tarde.

El *xilema* primario de los tallos de las dicotiledóneas (fig. 8-12, *B*) está constituido generalmente por traqueidas, vasos, fibras leñosas de varias clases y parénquima del xilema. Como se recordará, las traqueidas y los vasos son principalmente células conductoras del agua, y las traqueidas funcionan además como elementos de sostén. En el xilema primario muy joven los vasos son generalmente de tipo anillado o espiralado (fig. 2-9, *A-D*). Los vasos anillados o espiralados se forman generalmente durante un período de crecimiento y alargamiento rápido. Los vasos formados después de que el tallo ha ultimado este rápido alargamiento suelen ser de los tipos escalariforme o punteado (fig. 2.9, *E, F*). En los vasos punteados y en otras células conductoras existen en las paredes zonas delgadas denominadas puntuaciones. Estas puntuaciones presentan a veces re-

Escaneado con CamScanner

bordes salientes en cuyo caso se denominan puntuaciones rebordeadas (figura 8,29, *F*).

Las fibras leñosas del xilema son células muy alargadas con pequeñas cavidades o lumina y paredes gruesas, endurecidas. Las membranas terminales son afiladas y frecuentemente se superponen con los extremos de las células que las preceden y las siguen. Son los principales elementos de fortalecimiento del xilema de las dicotiledóneas y la superposición de las células contribuye mecánicamente a ese fin. El engrosamiento de las fibras leñosas, así como el de las traqueidas y de otros elementos del xilema, está formado por celulosa y lignina o lignocelulosa. Por esta razón se dice que dichas células están lignificadas.

El parénquima del xilema está constituido por células vivas que no han dado lugar, por diferenciación, a otros elementos del xilema como son las fibras y los vasos. Dichas células pueden reconocerse por la presencia de extremos cuadrados y horizontales, generalmente no afilados, y por su contenido protoplasmático. Las membranas de la mayoría de las células parenquimáticas del xilema están algo engrosadas pero no hasta el extremo de las de los restantes elementos del xilema. El parénquima del xilema es principalmente un tejido de almacenamiento de alimentos.

El primer xilema que se diferencia a partir de los cordones procambiales está generalmente adosado a la medula. Este xilema es el ***protoxilema*** (figs. 8-12, *B*; 8-14). Sus células son generalmente de diámetro menor que las del xilema formadas más tarde. El resto del xilema formado a partir de los cordones procambiales se diferencia gradualmente del protoxilema hacia el cambium y el floema. Este xilema es el denomi-

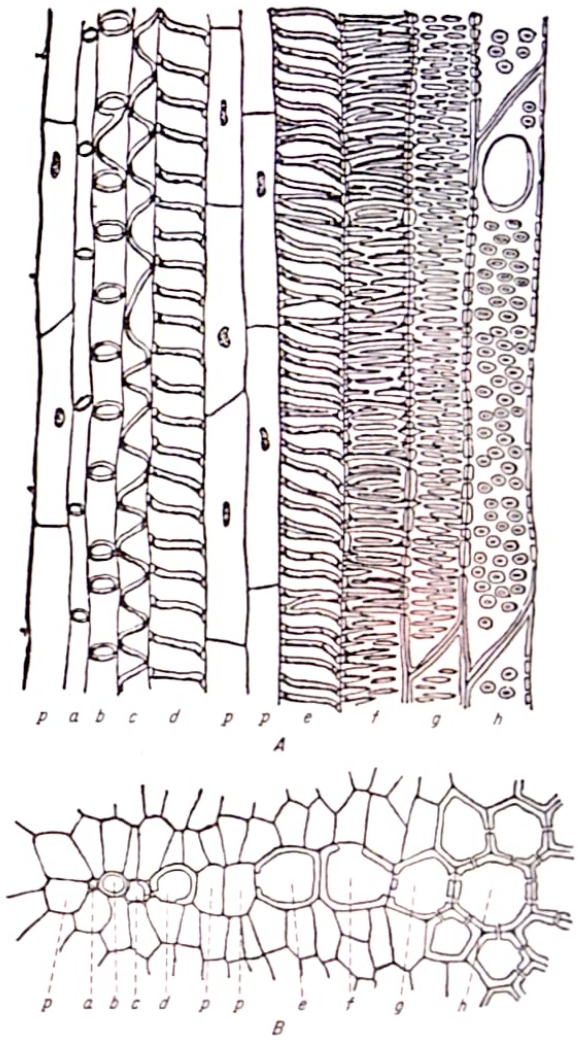


FIG. 8-14. Protoxilema y metaxilema en sección transversal, *B*, y longitudinal, *A*, de *Lobelia*; *a*, *b*, elementos anillados; *c-e*, elementos espiralados; *f*, elemento escalariforme; *g*, elemento reticulado escalariforme; *h*, vaso punteado; *p*, célula de parénquima. *(De A. J. Eames y L. H. MacDaniels, An Introduction to Plant Anatomy, 2.ª ed., McGraw-Hill Book Company, Inc., Nueva York, 1947.)*

Escaneado con CamScanner

nado ***metaxilema*** (figs. 8-12, *B;* 8-14). Las células del metaxilema no sólo son mayores, sino también de membranas más gruesas que el protoxilema, estando asimismo más intensamente lignificadas. *El protoxilema y el metaxilema juntos constituyen el xilema primario,* derivados ambos directamente de los cordones procambiales. Se recordará que, en la raíz, el protoxilema se deposita junto al periciclo y que el metaxilema se desarrolla en dirección hacia el centro de la raíz, disposición denominada ***exarca.*** En el tallo de las dicotiledóneas, la dirección de desarrollo del metaxilema es completamente opuesta, es decir, alejándose del centro del tallo, y se denomina disposición ***endarca,*** palabra que significa «origen interno». El floema primario puede diferenciarse también en ***protofloema*** y ***metafloema,*** estando este último adosado al cambium.

Medula y radios medulares. La medula (figs. 8-11; 8-12, *A*) está formada por células del parénquima fundamental localizadas en el centro del tallo, por dentro del cilindro vascular. En general, la medula no sufre grandes modificaciones, aunque en algunos casos raros los tejidos puedan estar tan modificados que sea difícil reconocer su relación con el tejido fundamental. Ello es verdad en el caso del gran tejido central de almacenamiento del tubérculo de la patata. Las células medulares son generalmente más bien grandes en comparación con las del meristemo fundamental del que proceden y frecuentemente están entremezcladas con numerosos espacios aeríferos. A menudo están llenas con granos de almidón y otros alimentos. En los tallos más viejos la medula se desintegra con frecuencia y finalmente desaparece.

En todos los tallos de las dicotiledóneas con haces vasculares separados existen masas de células de parénquima entre los haces desde la medula hacia fuera. Estas masas de células aparecen como prolongaciones de la medula, entre los haces, y reciben el nombre de radios medulares (fig. 8-11). En su estructura y función se asemejan a las células medulares.

Conductos laticíferos. En cierto número de familias de dicotiledóneas, así como en unas pocas familias de monocotiledóneas, existe un sistema muy ramificado de tubos o conductos llenos de un jugo lechoso denominado ***látex.*** Este sistema corre generalmente a través de la planta desde las raíces hasta las hojas y se encuentra incluso en los frutos. Con frecuencia está muy difundido en la corteza y en la medula y se encuentra tanto en tejidos secundarios como en primarios. Se encuentran dos tipos de conductos laticíferos, los ***vasos laticíferos*** y las ***células del látex.*** Los vasos se originan a partir de hileras de células meristemáticas, cuyas membranas terminales se disuelven y reabsorben de la misma manera como se forman los vasos del xilema. No obstante, los vasos laticíferos siguen viviendo y poseen varios núcleos; es decir, son cenocitos. Estos vasos están mutuamente relacionados mediante múltiples ramas, constituyendo un sistema anastomosado que se extiende generalmente por toda la planta. Este tipo de sistema se encuentra en la familia de las amapolas *(Papaveraceae),* de la achicoria *(Cichoriaceae),* del banano *(Musaceae)* y en unas

Escaneado con CamScanner

FIG. 8-15. Recolección del látex de un árbol del caucho *(Hevea brasiliensis)*. Se practica una incisión a los árboles poco después de la salida del sol. El látex deja de fluir cuando la mañana está ya avanzada y luego se recoge. *(Fot. cortesía de E. D. Kern.)*

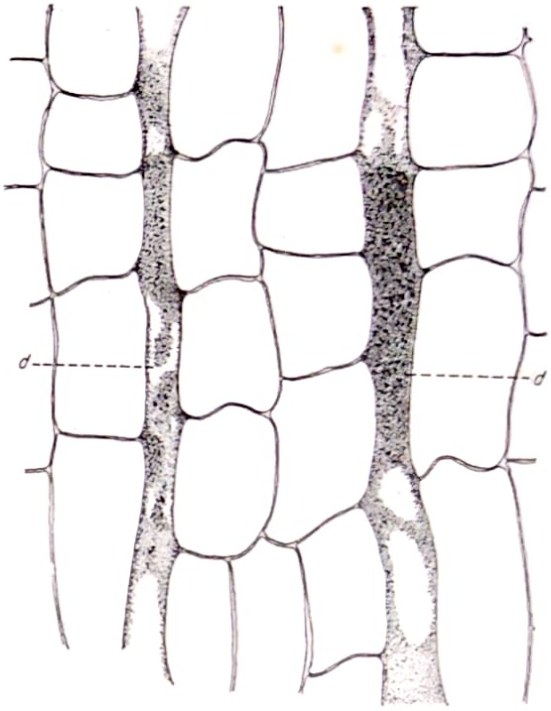


FIG. 8-16. Conductos laticíferos, *d*, del tipo de la célula del látex, tal como aparecen en un corte longitudinal del córtex de *Asclepias*, sp. *(Dibujo ejecutado por Florence Brown.)*

cuantas más incluyendo el árbol del caucho *(Hevea brasiliensis)*, que constituye la principal fuente comercial del caucho (fig. 8-15).

Las células del látex son también tubos largos, pero en realidad son células únicas que se originan como pequeñas formaciones en el embrión o joven planta contenida en la semilla. Al crecer la planta se alargan y ramifican, acompasándose con el crecimiento general de la planta hasta que han constituido un sistema de ramificaciones extendido por todo el cuerpo del vegetal. Este tipo de sistema de conductos se encuentra entre los miembros de la familia de la asclepia *(Asclepiadaceae)* (fig. 8-16), en la familia de la lechetrezna *(Euphorbiaceae)*, y en varias otras.

El látex es un fluido blanco, amarillo, anaranjado o rojo, generalmente formando una emulsión integrada por proteínas, azúcares, gomas, alcaloides, enzimas, aceites, sales y otras substancias. El látex de muchas plantas se recoge y emplea en la elaboración de múltiples productos comerciales, entre los más importantes de los cuales figuran el caucho, el chiclé, el opio y la papaína.

La función del látex en la planta no está bien determinada, pero se cree que debe relacionarse de algún modo con la nutrición de la misma y quizás sea de

Escaneado con CamScanner

importancia en la curación de heridas y en la protección de las superficies lesionadas por los parásitos y la desecación.

Ejemplos corrientes de plantas con látex son la lechuga común, las lechetreznas, la planta del caucho doméstica *(Ficus elastica)* y la sanguinaria silvestre *(Sanguinaria canadensis)*.

TALLOS DE DICOTILEDÓNEAS. TEJIDOS SECUNDARIOS

El desarrollo de los tejidos primarios determina el crecimiento longitudinal del tallo y, hasta cierto punto, el espesor. Da origen al cuerpo primario del vegetal y a muchas de las ramas del tallo principal. En la mayoría de las dicotiledóneas, especialmente en las plantas leñosas, el crecimiento en espesor, se lleva a cabo principalmente gracias al desarrollo de ***tejidos secundarios.*** Se recordará que los tejidos secundarios son los que derivan de la actividad del cambium o de tejidos ya completamente diferenciados. Existen dos tipos principales de tejidos secundarios en los tallos de las dicotiledóneas, a saber, los ***tejidos vasculares secundarios*** y el ***peridermo.***

TEJIDOS VASCULARES SECUNDARIOS

El cilindro cambial. Cambium fascicular e interfascicular. Después de que se han formado los tejidos primarios y a veces incluso antes de que se hallen completamente diferenciados, comienzan a desarrollarse los tejidos secundarios del cilindro vascular. En muchos tallos de dicotiledóneas, especialmente en los tallos leñosos, se desarrolla un cilindro completo de cambium a partir de los cordones primitivos de procambium, aun cuando no todas las partes del cilindro puedan desarrollarse simultáneamente. En tallos con haces vasculares separados, el cilindro completo de cambium se forma a partir del cambium situado dentro del haz vascular ***(cambium fascicular)*** que se desarrolló a partir del procambium, y de células de cambium adicionales diferenciadas a partir del parénquima de los radios medulares ***cambium interfascicular)*** (fig. 8-17). Cuando se halla completamente desarrollado, el cilindro cambial está formado por una capa de células que aparece en forma de círculo en una sección transversal. Las nuevas células formadas por la división del cambium se diferencian dando lugar al xilema secundario, que se continúa con el xilema primario, y al floema secundario, que se continúa con el floema primario. Estas adiciones al floema y al xilema hacen que el tallo aumente de diámetro (fig. 8-10).

Las células cambiales individuales están alargadas en la dirección del eje longitudinal del tallo, pero aparecen rectangulares en sección transversal, siendo el eje transversal el más largo. Las células cambiales se dividen, generalmente, a

Escaneado con CamScanner

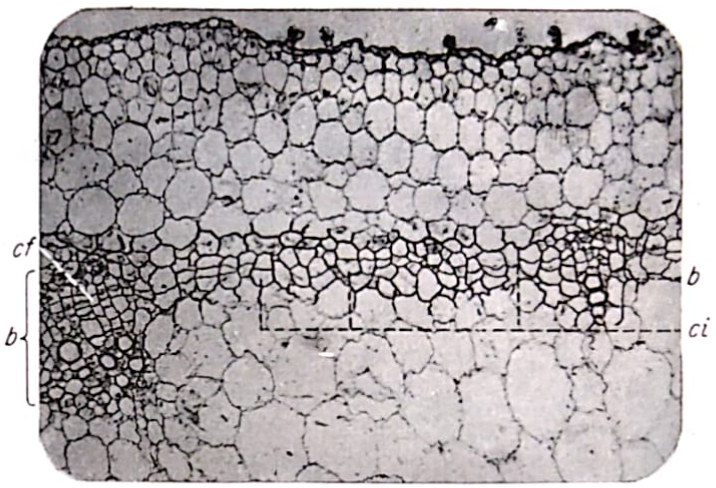


FIG. 8-17. Sección transversal de una parte de tallo de menta, en el que se observa el desarrollo del cambium interfascicular. *b*, haces vasculares; *cf*, cambium fascicular; *ci*, cambium interfascicular destacado mediante el dibujo por encima de los contornos celulares de la microfotografía.

lo largo del eje tangencial. Cuando una de estas células se divide, una de las células hijas resultantes se transforma, mediante la diferenciación y quizás nueva división, en xilema o floema secundarios, en tanto que la otra célula hija conserva su carácter meristemático. De este modo el cilindro cambial se perpetúa a sí mismo (figura 8-18). En algunos árboles muy viejos, el cilindro cambial ha permanecido en actividad durante mil años o más, dando origen anualmente a nuevos tejidos secundarios.

Floema secundario. Si las células hijas del cambium adyacentes al floema se convierten en células permanentes, se desarrollan dando lugar al floema secundario. Finalmente, este floema secundario, junto con el floema primario, forma un cilindro completo de floema que rodea al cilindro cambial (fig. 8-20). El floema secundario, igual que el primario, puede estar formado por tubos cribosos, células acompañantes, floema, parénquima y fibras. Un tubo criboso y su célula acompañante pueden originarse a partir de la misma célula inicial. El floema secundario se parece generalmente al primario hasta tal punto que no resulta posible determinar dónde acaba el uno y comienza el otro. Además, no existe de ordinario gran diferencia entre el tamaño de las células o las proporciones relativas de

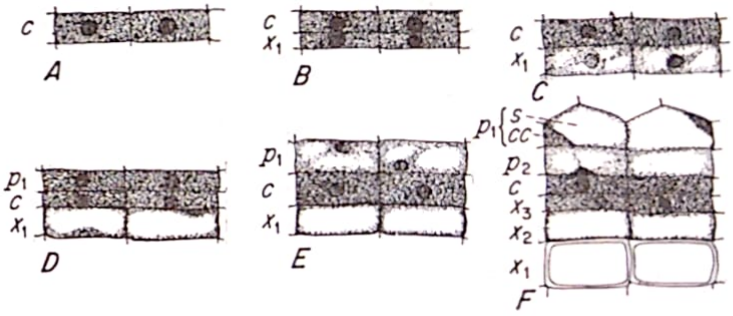


FIG. 8-18. Representación semiesquemática del origen del xilema y floema secundarias a partir del cambium. *A-F*, estadios sucesivos; *A*, células de cambium; *B*, división del cambium, y *C*, aumento de las células hijas, las superiores siguen siendo cambium y las inferiores inician su diferenciación para dar lugar al xilema, x_1; *D*, el cambium se ha dividido de nuevo dando lugar a las células p_1, que se transformarán en floema; *E*, comienzo de la diferenciación del floema, p_1; *F*, tres ulteriores divisiones del cambium han determinado la formación de las células del xilema, x_2 y x_3, y del floema, p_2; entre tanto, cada una de las células p_1, se ha dividido de nuevo dando lugar a una célula acompañante, *cc*, transformándose la célula hija restante, *s*, en un tubo criboso. *(Dibujo de Florence Brown.)*

Escaneado con CamScanner

los diferentes tipos de células formados durante las distintas estaciones del año, motivo por el cual las adiciones anuales de floema no pueden determinarse tan fácilmente como en el caso del xilema. Sin embargo, al ir creciendo el tallo, el floema primario, así como también parte del floema secundario más viejo, es empujado hacia fuera y sometido cada vez a mayor esfuerzo debido al aumento de la circunferencia del tallo resultante de la actividad del cambium y de la adición de nuevas capas de madera, hasta tal punto que este floema se desgarra y pierde su función. El floema más joven es siempre el situado en la proximidad del cambium.

Xilema secundario. La gran mayoría de las células resultantes de la división del cambium se diferencian originando el xilema secundario. Ello significa que las células hijas del cambium próximas al xilema, se convierten con mayor frecuencia en tejidos permanentes, mientras que otras células hijas siguen formando parte del cambium. Estas células se diferencian en xilema secundario, el cual se continúa con el xilema primario, formando con él un cilindro completo, como en el caso del floema. Pronto el xilema secundario pasa a constituir la masa de tejido vascular de los troncos leñosos.

Los tipos de células que integran el xilema secundario son, en general, los mismos que los del xilema primario, pero los tipos de vasos formados y las proporciones relativas de los vasos, traqueidas y fibras leñosas suelen ser completamente diferentes. También existen grandes diferencias entre las especies en lo tocante a las proporciones relativas de los elementos formados, a lo que se deben las notables diferencias en el aspecto entre las maderas de diferentes clases. En algunas especies predominan los vasos, mientras que en otras existen grandes masas de fibras leñosas de membranas muy gruesas. En general los vasos del xilema secundario son principalmente de tipo escalariforme o punteado. Las membranas de las traqueidas y de las fibras leñosas son también generalmente más gruesas que las de estos mismos elementos en el xilema primario. Toda la masa del xilema secundario presenta generalmente una organización mucho más regular que la del xilema primario.

Radios leñosos y radios floemáticos. Un rasgo característico del xilema secundario de muchas dicotiledóneas es el desarrollo de los ***radios leñosos*** (fig. 8-22). Están formados por filas de células parenquimáticas vivas conteniendo generalmente alimentos almacenados y dispuestas radialmente a través del xilema. Igual que los demás elementos del xilema, se originan mediante la división de las células cambiales. En algunos casos pueden extenderse desde el cambium hasta la medula. En otros casos pueden iniciarse a partir del xilema de cualquier año. Se extienden asimismo por dentro del floema y a veces se les denomina por ello ***radios floemáticos*** (fig. 8-22). Se originan en el cambium y, una vez iniciados, siguen desarrollándose generalmente a través de todo el xilema secundario y del floema formados más tarde por adición de células a partir del cambium. Son como delgadas cintas de tejido dirigidas radialmente desde el centro hacia la

Escaneado con CamScanner

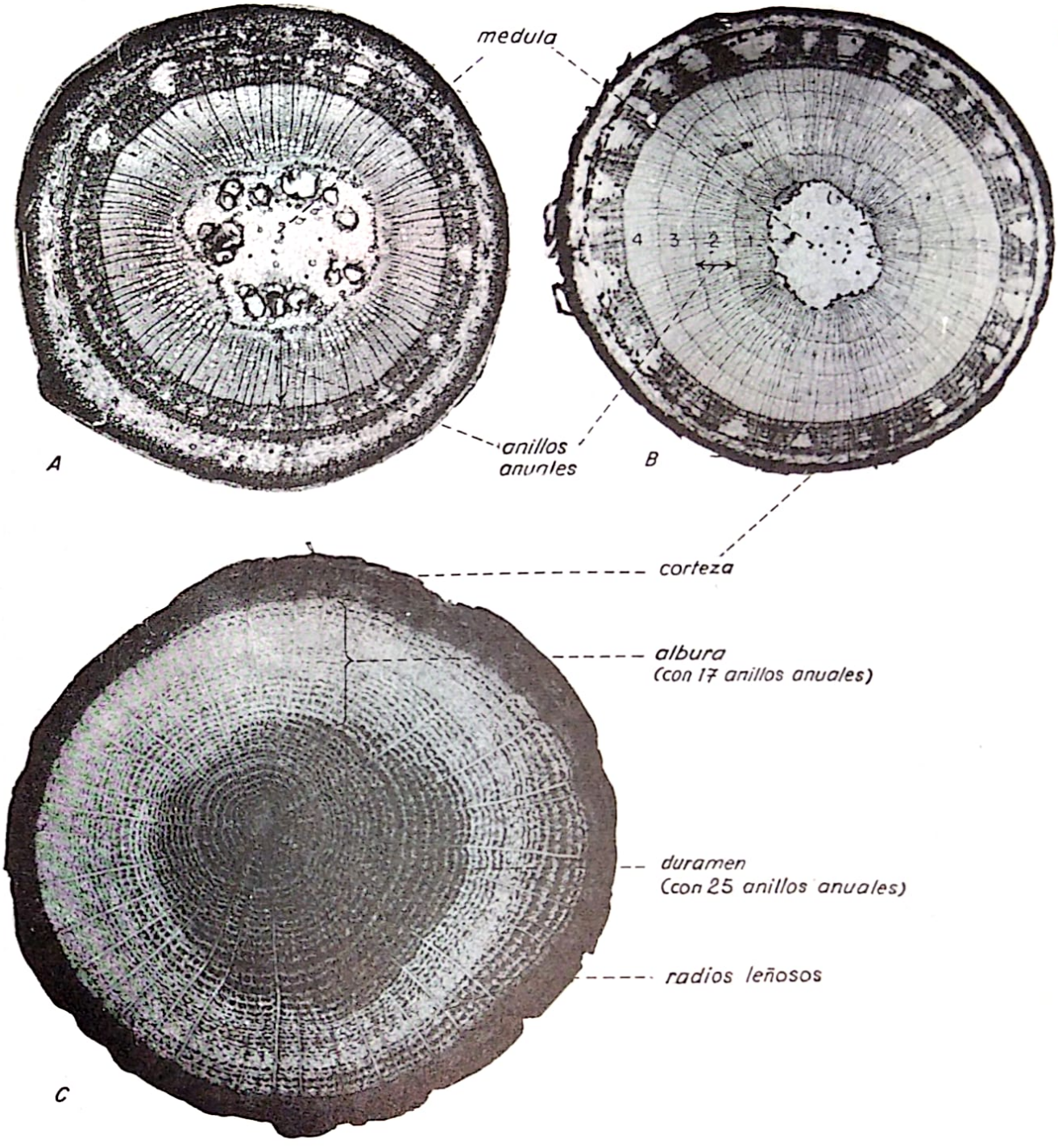


FIG. 8-19. Tejidos secundarios del tallo de girasol (*Helianthus annuus*). *A*, sección transversal completa, mostrando los inicios del desarrollo de los tejidos secundarios que van siendo añadidos a los primarios; *B*, parte de *A*, aumentada.

Escaneado con CamScanner

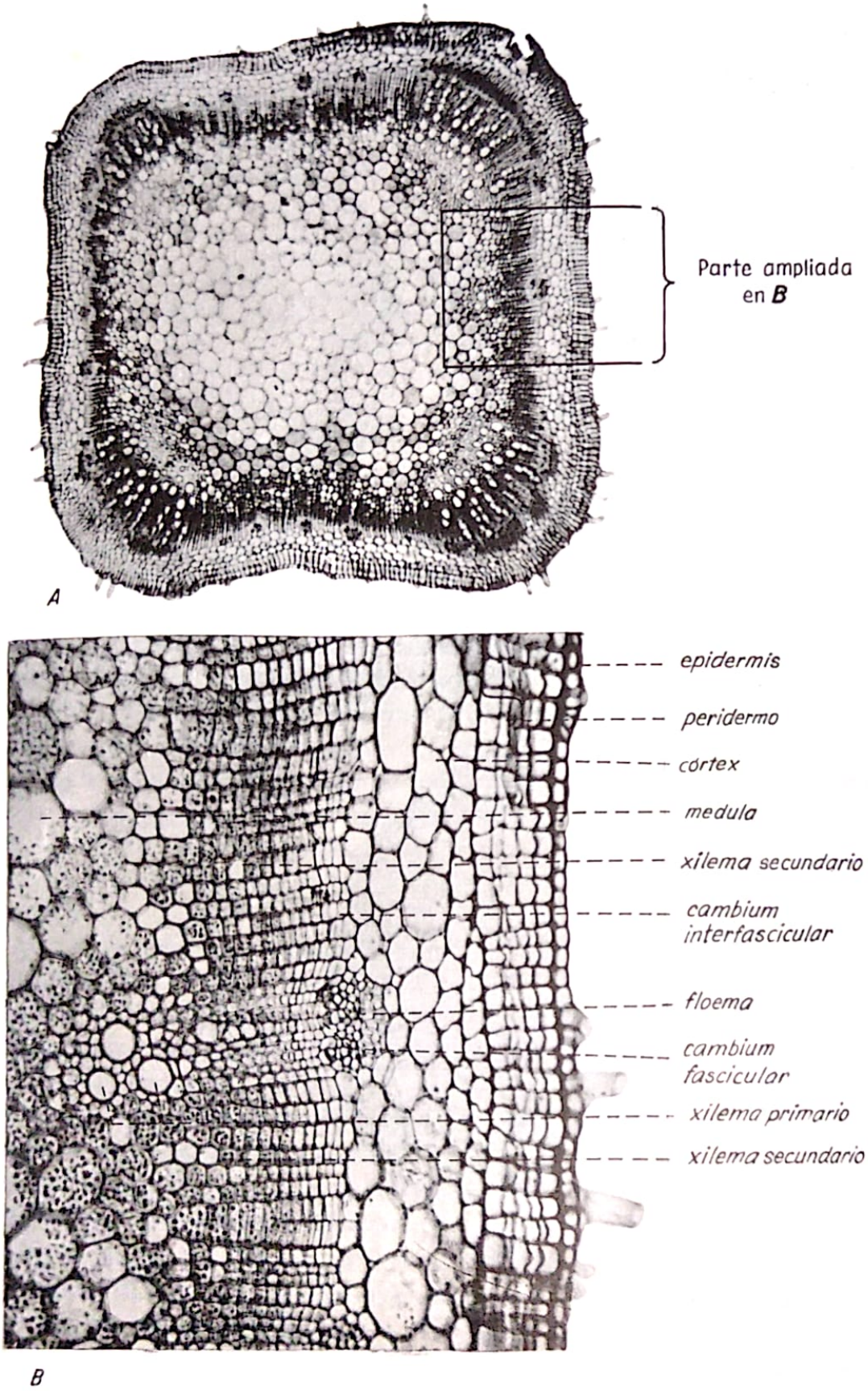


FIG. 8-20. Tejidos secundarios del tallo de una menta. *A*, sección transversal completa mostrando el peridermo y un cilindro completo de tejido vascular; *B*, parte de *A*, ampliada.

Escaneado con CamScanner

periferia del tallo. Aunque ninguna de ellas se extienda mucho en dirección vertical, están tan densamente distribuidas en el seno del xilema que cualquier célula de éste se halla, cuando más, tan sólo a pocas células de distancia de un radio leñoso. Los radios leñosos no deben confundirse con los radios medulares. Los primeros, originados en el cambium, están formados sólo por tejidos secundarios.

Anillos anuales. Uno de los rasgos más característicos del xilema secundario, cuando se observa en sección transversal, es que aparece formado por una serie de capas concéntricas (fig. 8-23, *A-C*). Estas capas no presentan siempre espesor uniforme alrededor del tallo, sino que pueden ser mucho más anchas en un lugar que en otro. Cada capa corresponde a una incorporación anual al xilema y se la da corrientemente el nombre de ***anillo anual.*** El espesor de un anillo anual depende de la cantidad de xilema elaborado en un año determinado. Cada anillo anual consta de dos partes, una capa interna de ***leño de primavera,*** y otra externa, generalmente más compacta, de ***leño de verano.*** La diferencia entre ambos radica en el hecho de que los tejidos formados en primavera, cuando las condiciones para el desarrollo son más favorables, difieren generalmente por el tamaño de las células, tipo de éstas y disposición de las mismas de las formadas más tarde en el transcurso del año. En muchos tallos los vasos predominan en el leño de primavera y las células son generalmente de mayor diámetro. En el verano, y especialmente hacia fines de la estación vegetativa, las células formadas no son tan grandes, más compactas y frecuentemente tienen las membranas más gruesas. Existen a menudo más fibras leñosas en la madera de verano. Hacia fines de la estación el cambium cesa de dividirse y entra en estado de reposo, en el que atravesará el invierno. Al reaparecer las condiciones favorables para el desarrollo en la primavera el ciclo se repetirá de nuevo.

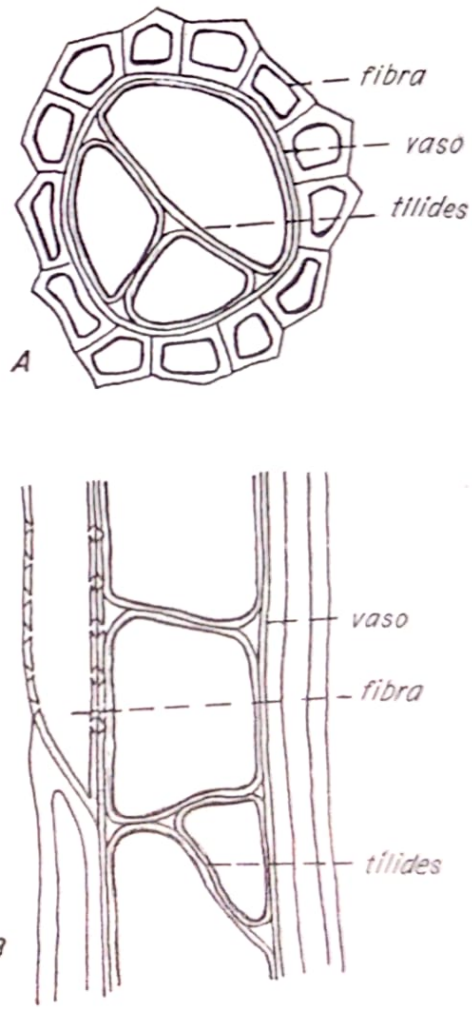


FIG. 8-21. Tílides. *A*, sección transversal; *B*, sección longitudinal del xilema secundario del roble, con fibras y vasos leñosos, estos últimos con tílides.

Esta alternancia entre fases de crecimiento activo y de reposo, así como la

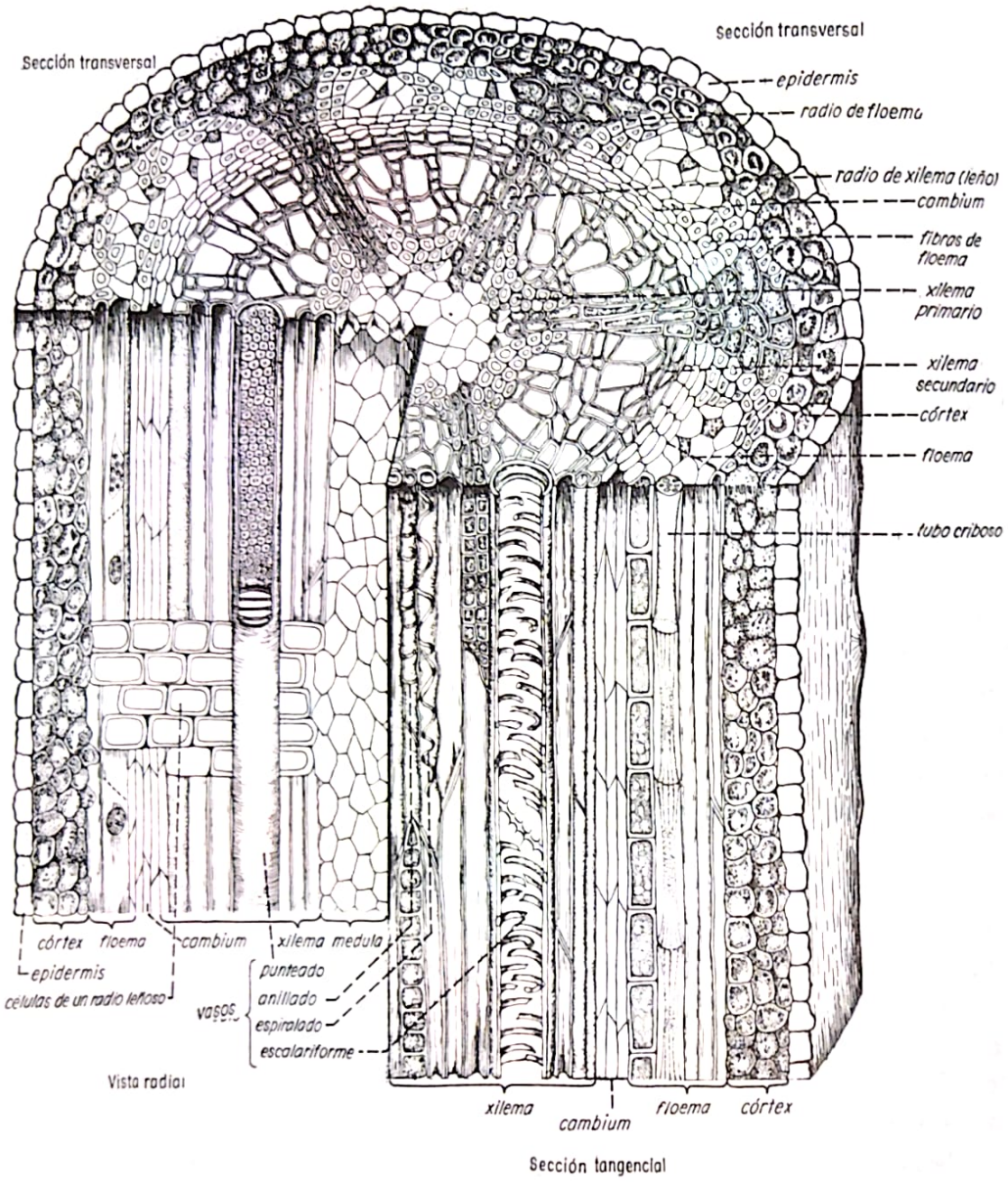


FIG. 8-22. Representación semiesquemática de un tallo de un año de *Liriodendron*, en sección transversal, radial y tangencial. *(Dibujo de Edna S. Fox.)*

diferencia entre el crecimiento de primavera y el de verano, determinan que los incrementos anuales de xilema aparezcan como anillos anuales. La edad de un tallo puede determinarse mediante el contaje de estos anillos, aunque ocasionalmente pueden formarse falsos anillos debido a diferentes causas, como son la sequía o la pérdida de las hojas debida a los insectos. Aunque la formación anual del floema es semejante, los incrementos anuales no aparecen formando anillos debido a que no existe una diferencia tan marcada en las células formadas

Escaneado con CamScanner

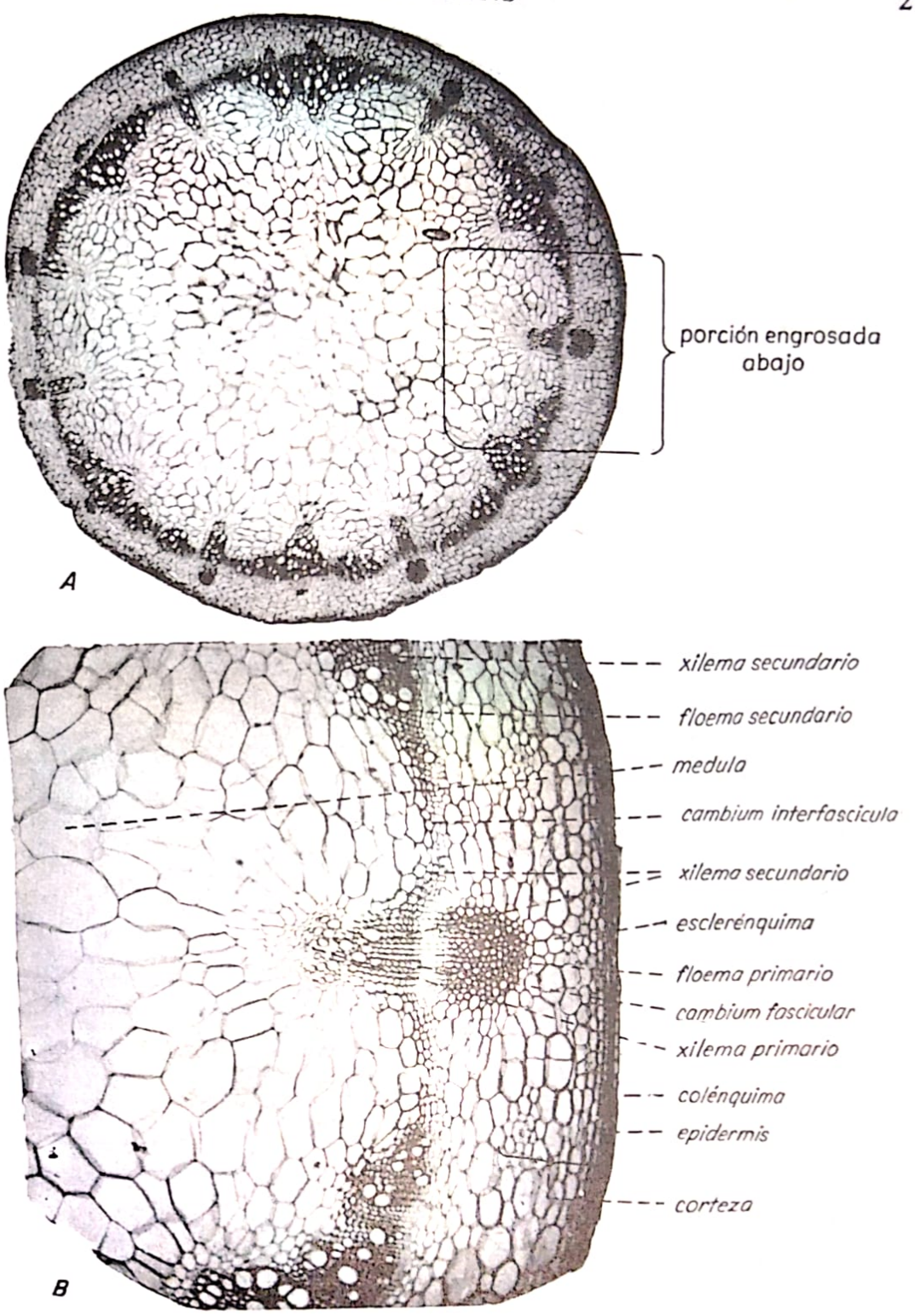


FIG. 8-23. Secciones transversales de tallos leñosos de dicotiledóneas, con anillos anuales de xilema. *A*, *B*, microfotografías de tallos de *Tilia*; *A*, con mayor aumento que *B*; *A*, de un año; *B*, de cuatro años; *C*, sección transversal de una rama de roble, con anillos anuales, radios leñosos, corteza y madera, duramen y albura. *(Microfotografías A y B por D. A. Kribs; C, fotografía de Homer Grove.)*

Escaneado con CamScanner

en los diferentes períodos. Debe mencionarse aquí que, incluso durante el primer año de crecimiento de una planta leñosa, la mayor parte de la madera está formada por xilema secundario. Por consiguiente, el primer anillo anual está formado por todo el xilema primario, así como por el xilema secundario del primer año.

Albura y duramen. En muchos tallos el xilema más joven o el último formado, incluyendo tan sólo el crecimiento de pocos años, funciona principalmente en la conducción y almacenamiento de alimentos. Esta madera se denomina ***albura*** (fig. 8-23, *C*) por presentar un color más claro que el resto del xilema. La madera más vieja aparece teñida debido a la acumulación de aceites, resinas y materias colorantes; las cavidades aparecen obturadas por depósitos de materiales gomosos y tílides (fig. 8-21), que impiden la conducción. Este xilema recibe el nombre de ***duramen.*** En algunas especies el duramen se seca, mientras que en otras permanece húmedo. En otras especies todo el xilema sigue funcionando. El duramen proporciona generalmente una madera más duradera que la albura y es de mayor valor comercial que ésta. Ambos están constituidos casi completamente por xilema secundario, ya que el primario es prácticamente insignificante en un árbol lo suficientemente viejo para presentar estas regiones.

Aspecto del leño en diferentes secciones. Cuando el xilema o leño se observa en una ***sección transversal*** (fig. 8-24, *A*, *D*), los anillos, anuales, según se dijo anteriormente, aparecen dispuestos en capas concéntricas. Los radios leñosos que atraviesan estas capas forman líneas dispuestas radialmente desde el centro hacia fuera. Los vasos aparecen frecuentemente como grandes poros, mientras que las fibras leñosas y traqueidas forman regiones lisas y compactas constituidas por células menores de membranas gruesas. El leño de primavera y el de verano pueden distinguirse de ordinario sin ninguna dificultad.

En una ***sección radial*** longitudinal (fig. 8-24, *B*, *E*), cortada por tanto a lo largo de uno de los radios del tallo, los anillos anuales se presentan formando bandas paralelas distintas, según las diferentes clases de madera. Los radios leñosos de esta sección aparecen seccionados longitudinalmente y forman bandas anchas a través del eje longitudinal. Las células individuales de los radios leñosos presentan forma de ladrillo, en franco contraste con los elementos ordinarios del xilema, la mayoría de los cuales son muy alargados en la dirección del eje longitudinal del tallo. Los anillos anuales son fácilmente discernibles. La madera aserrada en cuatro partes está cortada radialmente, siendo principalmente la posición de los radios leñosos lo que da a la misma su aspecto particular.

En ***sección tangencial*** longitudinal (fig. 8-24, *C*, *F*), es decir, cortada en ángulo recto respecto a un radio del tallo, los anillos anuales presentan frecuentemente figuras irregulares. En esta sección, los radios leñosos están seccionados transversalmente y aparecen por ello como cortas cadenas de células parenquimáticas dispuestas en la misma dirección del eje longitudinal del tallo o con los ejes longitudinales de los restantes elementos del xilema. Los vasos individuales,

Escaneado con CamScanner

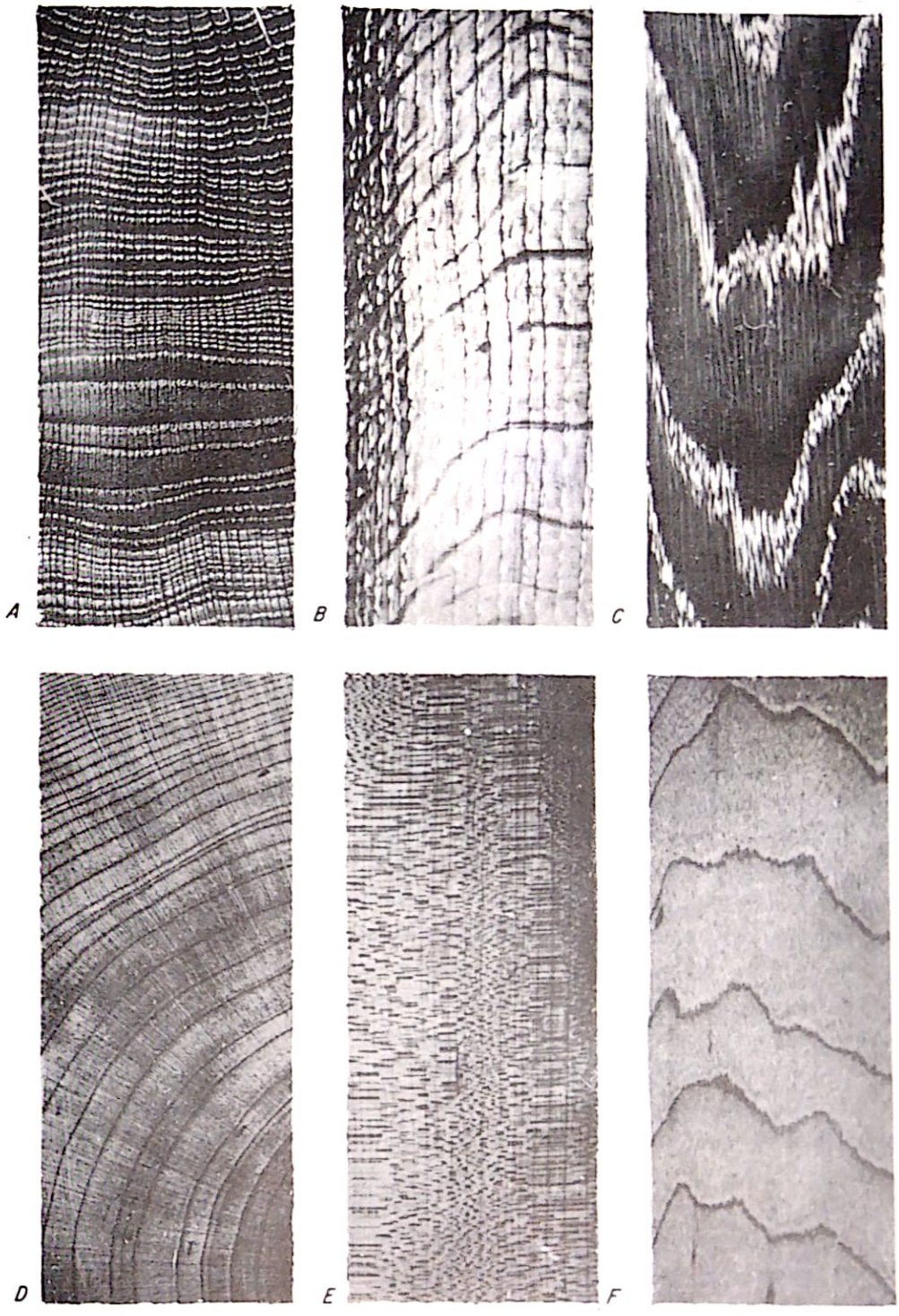


FIG. 8-24. Aspecto de la madera en diferentes secciones. *A-C*, madera de la encina amarilla *(Quercus muhlenbergii)*: *A*, sección transversal; *B*, sección radial; *C*, sección tangencial; *D-F*, madera de arce plateado *(Acer saccharinum)*; *D*, sección transversal; *E*, sección radial; *F*, sección tangencial.

Escaneado con CamScanner

traqueidas y fibras leñosas son muy aparentes como en la sección radial. La madera aserrada en tablones está cortada tangencialmente.

EL PERIDERMO

Mientras los tejidos secundarios comienzan a formar el sistema vascular, otro tipo de tejido secundario comienza a desarrollarse en la región cortical. En algunas plantas herbáceas, la epidermis y las células corticales externas pueden seguir aumentando en tamaño y en número de células durante algún tiempo, siguiendo de este modo el aumento de diámetro. En la mayoría de las plantas leñosas se forma un nuevo tejido, el ***peridermo.*** Como en las raíces, el peridermo está formado por tres capas, a saber, una capa meristemática denominada ***felógeno*** o ***cambium suberoso;*** el ***felema*** o ***capa suberosa,*** formada externamente al felógeno, y el ***felodermo,*** formado junto al córtex (fig. 8-25).

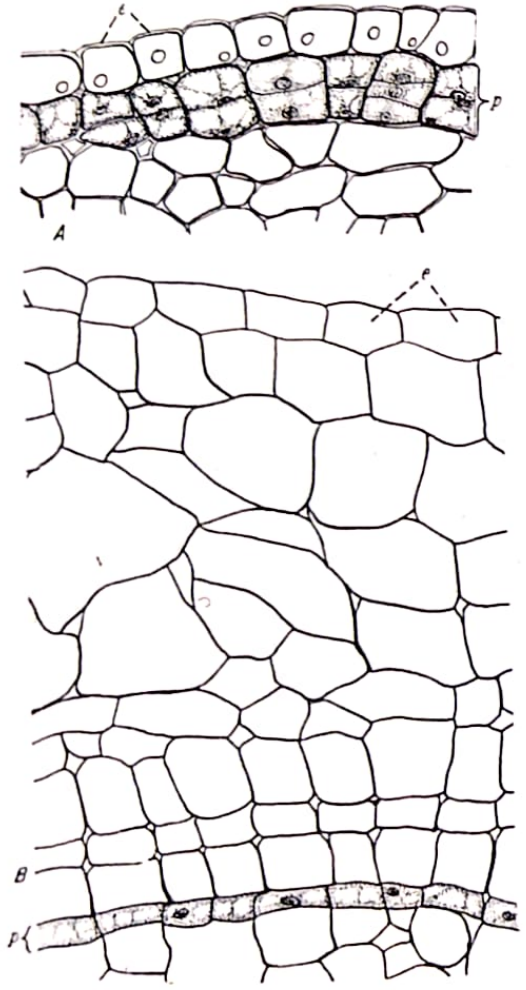


FIG. 8-25. Origen del felógeno y desarrollo del peridermo. *A*, sección transversal de la parte externa del tallo de fresno (*Fraxinus*, sp.) mostrando el origen del felógeno en la capa de células inmediatamente por debajo de la epidermis; *B*, tallo de *Fuchsia* mostrando el origen del felógeno en el córtex interno; *e*, epidermis; *p*, felógeno.

El felógeno. El felógeno se origina a partir de células relativamente adultas, pero vivas, que conservan todavía su capacidad de división. En la gran mayoría de los casos, el felógeno se forma a partir de células corticales situadas inmediatamente por debajo de la epidermis (fig. 8-25, *A*) (Leguminosae *Pinus*), pero en otros casos el felógeno puede formarse a partir de la epidermis (arce) o de células situadas más interiormente (fig. 8-25, *B*), incluyendo al tejido floemático (Caryophyllaceae, *Berberis*, *Vitis*). Se recordará que, en la raíz, el felógeno se origina generalmente en el periciclo. La mayor parte de las divisiones de las células del felógeno se realizan a lo largo del eje tangencial. Una de las células hijas continúa formando parte del felógeno, y la otra puede convertirse en tejido permanente. Si esta última está situada hacia la periferia del tallo, forma felema o corcho.

Escaneado con CamScanner

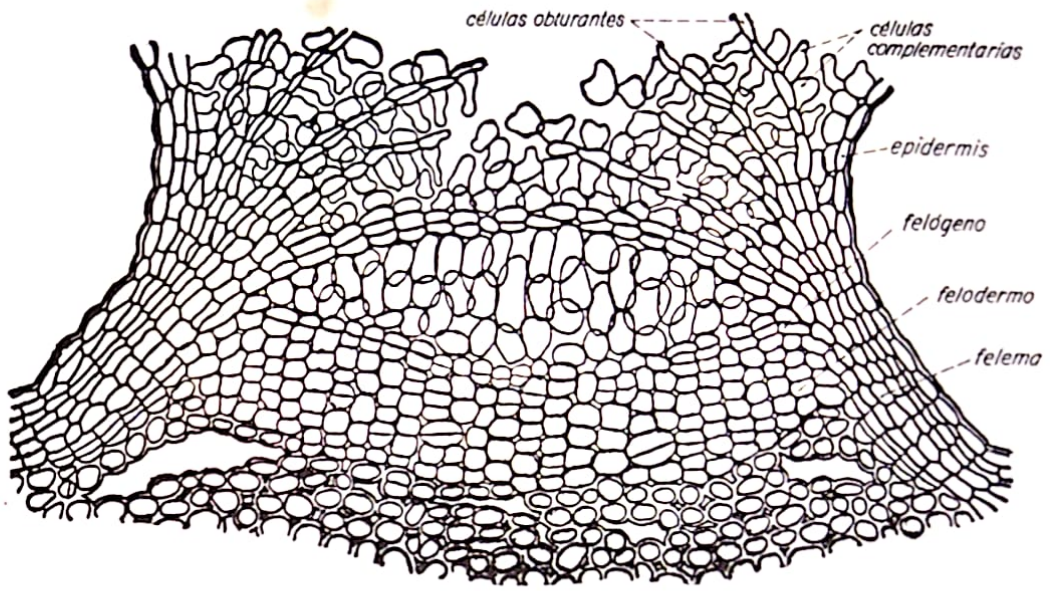


FIG. 8-26. Lenticela de *Prunus avium* tal como aparece en una sección transversal del tallo. Se han formado cierto número de capas sucesivas de tejidos suplementario y obturador, y el abundante felodermo se introduce dentro del córtex. *(Según Devaux, de A. J. Eames y L. H. MacDaniels, An Introduction to Plant Anatomy, 2.ª ed. McGraw-Hill Book Company Inc., Nueva York, 1947.)*

y si está hacia la parte interior del tallo, origina felodermo. En los tallos, por regla general, se forma mucho más corcho que felodermo.

El felema. Las células del felema o corcho son muy compactas, y, en su madurez, muertas. Sus membranas contienen la substancia cérea denominada suberina, que protege de la desecación a los tejidos interiores del tallo. En una sección transversal de éste, las células del corcho ofrecen generalmente forma aproximadamente rectangular, semejante a la de las células del felógeno, pero algo mayores. El corcho comercial se extrae del felema de una encina *(Quercus suber)*.

El felodermo. Las células del felodermo siguen viviendo y se asemejan a las células corticales ordinarias. A veces intervienen en la fotosíntesis y en el almacenamiento de alimentos. En muchos tallos se forma relativamente poco felodermo.

Lenticelas. En los tallos viejos el peridermo reemplaza completamente a la epidermis. Las células suberificadas del felema que constituyen el corcho forman una cubierta impermeable a la humedad, que recubre a los tejidos vivos del tallo. Puesto que esta capa es también más o menos impermeable a los gases, el intercambio gaseoso entre el exterior y el interior del tallo sería muy difícil de no ser por las lenticelas. Estas formaciones se desarrollan a partir del felógeno inmediatamente por debajo de aquellos lugares de la epidermis donde se hallan situados los estomas (fig. 8-26). En estos lugares el felógeno desarrolla, en vez

Escaneado con CamScanner

de corcho, una masa de células parenquimáticas sueltas y de membranas delgadas, con muchos espacios llenos de aire. Estas células se proyectan con frecuencia ligeramente por encima de la superficie externa del tallo, apareciendo como pequeños puntos o eminencias.

Duración del peridermo. En algunas plantas, el primer peridermo persiste durante muchos años, formando anualmente nuevas capas de corcho. Sin embargo, es evidente que, puesto que las células de corcho son células muertas, existe un límite en lo que se refiere a su extensión para seguir el ritmo de la expansión interna del tallo. En muchos árboles, pronto se rompen, desgarrándose, las capas externas. Frecuentemente se desarrollan nuevas capas de peridermo a mayor profundidad en el tallo. Éstas pueden formarse primero en el córtex interno y después en el periciclo, después en el floema primario y finalmente en el floema secundario. En los viejos troncos de árboles la mayoría de las capas del peridermo se desarrollan en el floema secundario y todos los tejidos externos al mismo se rompen y desgarran, originando una superficie externa muy irregular, como la que presentan los robles. Los tejidos primarios externos al cilindro cambial vascular pierden con ello por completo su función y en muchos casos se desprenden totalmente.

Corteza y madera. En todos los tallos leñosos de uno o más años pueden distinguirse en una sección transversal dos regiones bien definidas, la ***corteza*** y la ***madera*** (fig. 8-23, *C*). La corteza comprende todos los tejidos externos al cambium vascular e incluye, por consiguiente, en los tallos jóvenes, el peridermo, el córtex, el periciclo, el floema primario y el floema secundario. En tallos más viejos los tejidos primarios exteriores al cambium quedan generalmente tan desorganizados que resultan irreconocibles, los tejidos que permanecen son el peridermo y el floema secundario. La madera comprende a su vez todo el xilema, primario y secundario, quedando el primero protegido cerca del centro del tallo. En algunos tallos puede observarse todavía la medula, pero en la mayoría de los tallos leñosos viejos, y especialmente en los árboles, la medula ocupa una parte tan pequeña de la sección transversal que es difícilmente visible o puede desintegrarse completamente.

LOS TALLOS DE LAS GIMNOSPERMAS

Mucho de lo dicho anteriormente a propósito del origen y desarrollo de los tejidos primarios de las dicotiledóneas se aplica igualmente a los tallos de las gimnospermas, tales como los pinos, abetos y falsos abetos. Igual que los tallos de las dicotiledóneas, los de las gimnospermas ofrecen una disposición concéntrica de los tejidos primarios, con haces vasculares separados formados por floema, cambium y xilema. También los tejidos secundarios se originan de la misma manera que los de las dicotiledóneas. La principal diferencia entre ambas clases

Escaneado con CamScanner

de tallos radica en los tipos de células que constituyen el floema y el xilema. El xilema de las gimnospermas (figs. 8-27, 8-29) está constituido casi completamente por traqueidas, con puntuaciones rebordeadas en sus paredes radicales. En sección transversal, estas traqueidas presentan membranas más bien gruesas y forma aproximadamente cuadrada. El xilema está atravesado por muchos radios leñosos delgados (figs. 3-27, 8-28). En muchas especies existen conductos resiníferos muy visibles (figs. 8-28, 8-29) que corren tanto radial como longitudinalmente a través del tallo, pero en otras especies dichos conductos faltan por completo. Estos conductos o canales resiníferos están revestidos por células parenquimáticas e intervienen en la secreción y conducción de la resina. Poco o nada se sabe acerca de la función de esta resina en la planta. El xilema carece de vasos y fibras leñosas y en algunas especies incluso falta el parénquima del xilema (fig. 8-28). Se encuentran anillos anuales (figura 8-27), formados por la diferencia en tamaño de las traqueidas formadas en la primavera en comparación con las formadas durante el verano.

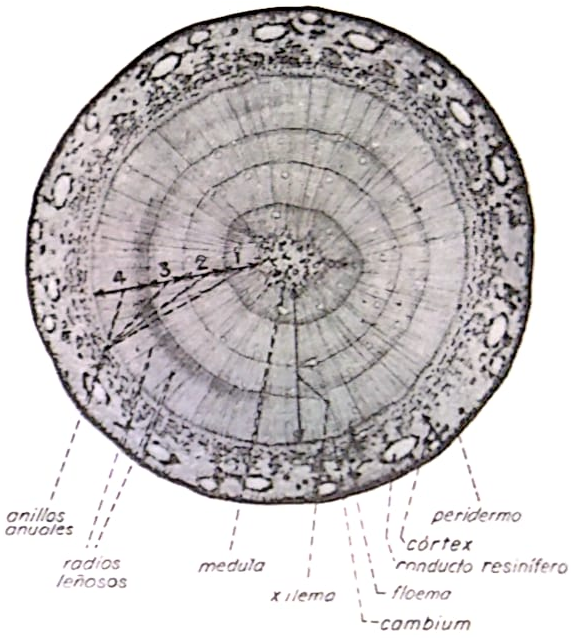


FIG. 8-27. Sección transversal del tallo de pino de cuatro años en la que se observan los anillos anuales (1-4) y otros tejidos.

Otro rasgo muy característico de los tallos de las gimnospermas es la completa ausencia de células acompañantes en el floema. No obstante, abundan los tubos cribosos con placas cribosas en las paredes laterales (fig. 8-29, *B*). En general, las gimnospermas tienen tallos leñosos. Muchos de ellos alcanzan edades muy avanzadas y tamaño enorme, como las maderas rojas gigantes y abetos de la Costa del Pacífico de los Estados Unidos y los cipreses del sur del propio país. En estos árboles tan corpulentos el desarrollo del leño secundario es enorme. Las coníferas en conjunto figuran entre los árboles madereros más importantes.

LOS TALLOS DE LAS MONOCOTILEDÓNEAS

En general, los tallos de las monocotiledóneas están completamente constituidos por tejidos primarios originados, como en las dicotiledóneas, a partir de meristemos apicales. Sin embargo, en muchas monocotiledóneas, y especialmen-

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tocina 258 - Magdalena

Escaneado con CamScanner

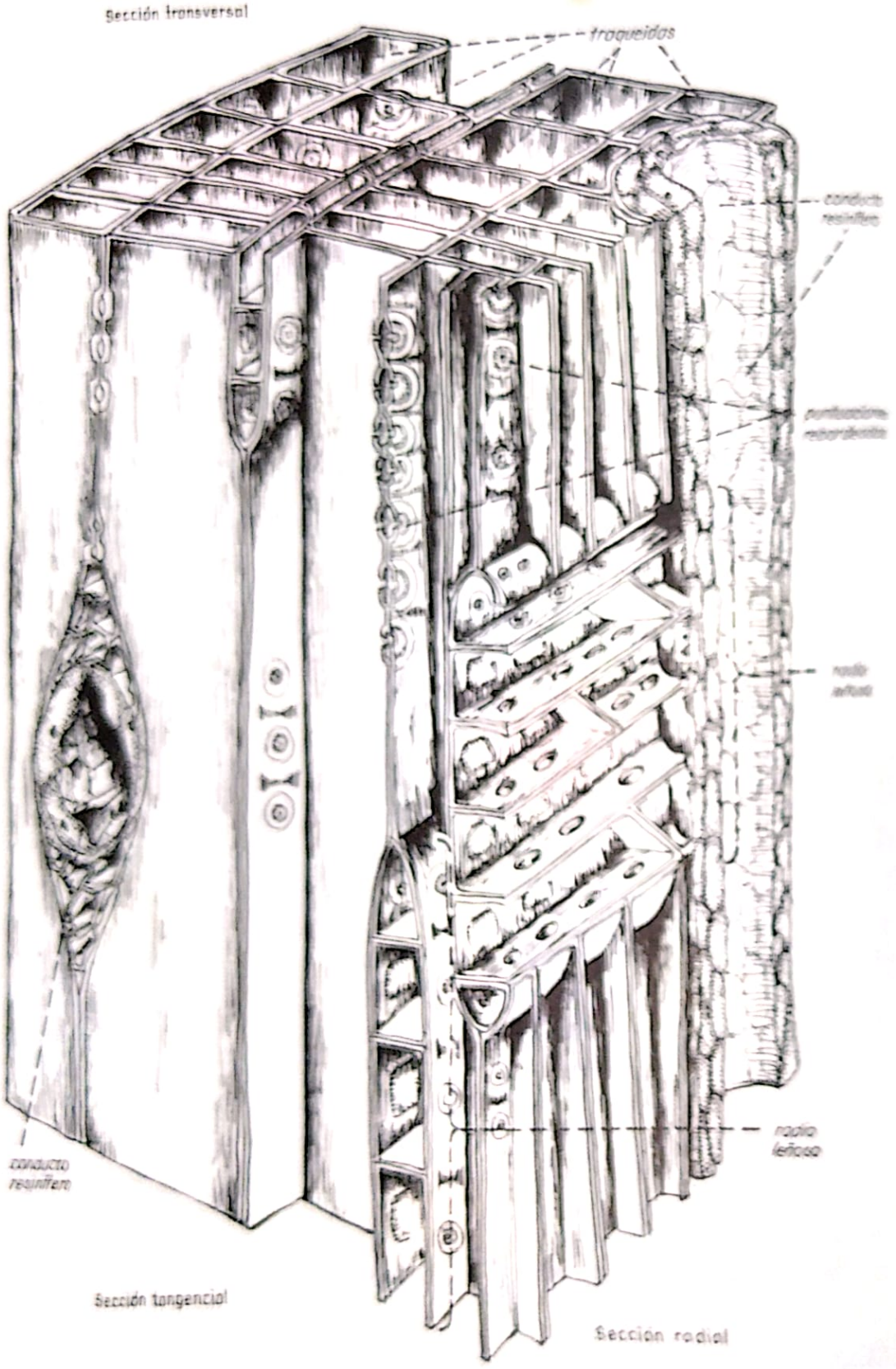


FIG. 8-28. Representación semiesquemática de un pequeño bloque de madera de pino blanco en sección transversal, tangencial y radial. *(Dibujo de Marian A. Sutch.)*

Escaneado con CamScanner

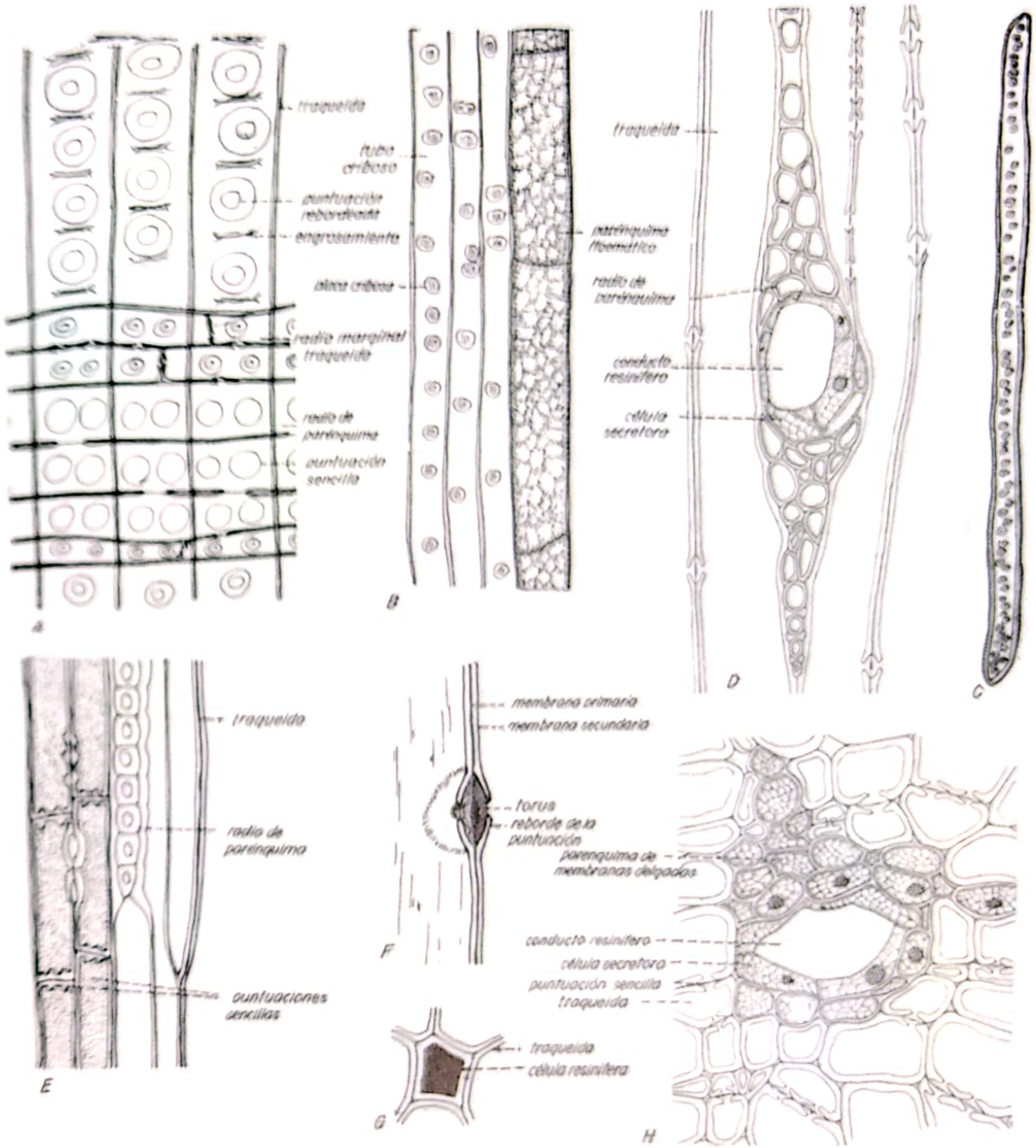


FIG. 8-29. Elementos del xilema y del floema en tallos de gimnospermas. *A*, sección radial de madera de pino con traqueidas dispuestas verticalmente y un radio leñoso horizontal; *B*, floema de un tallo de pino; *C*, aspecto radial de una traqueida con puntuaciones rebordeadas; *D*, aspecto tangencial de un radio con conducto resinífero horizontal o radial; *E*, sección tangencial de madera de *Taxodium*; *F* diagrama de una puntuación rebordeada; *G*, aspecto transversal de una célula resinífera de *Sequoia* con traqueidas adyacentes; *H*, aspecto transversal de un conducto rodeado de células. *(A, dibujo de R. M. Gerfin; C, por J. W. Holliday; D y H, por A. J. Elser; E, por M. A. Sutch; F y G, por R. T. Quick.)*

Escaneado con CamScanner

te en las gramíneas, los tallos erguidos no se alargan mucho hasta el momento de la floración, cuando tiene lugar un rápido desarrollo del tallo produciendo flores en su cima. En este crecimiento, el desarrollo de los tejidos primarios de los nudos frecuentemente queda retrasado en relación con el de los entrenudos, resultando de ello que las regiones meristemáticas (de los nudos) alternan con regiones en las que se han diferenciado por completo tejidos permanentes (en los entrenudos).

Estas regiones meristemáticas de los nudos se denominan ***meristemos intercalares***. Los meristemos intercalares se encuentran generalmente en todas las regiones de crecimiento de las monocotiledóneas. Por último, estos meristemos se transforman completamente en tejidos permanentes. En los tallos se encuentran generalmente sólo en los nudos (varios a muchos) más cercanos al ápice (fig. 8-1, *B*).

En general, el tallo de las monocotiledóneas está constituido por una masa de tejido fundamental muy semejante al de la medula de las dicotiledóneas, con haces vasculares aislados que atraviesan verticalmente a este tejido fundamental (fig. 8-30). Una capa epidérmica recubre exteriormente al tallo. En muchos tallos de monocotiledóneas un tejido compuesto de varias capas de esclerénquima endurecido de paredes muy gruesas forma un cilindro inmediatamente por debajo de la epidermis.

Los rasgos estructurales esenciales de los tallos de las monocotiledóneas son la disposición de los haces, la estructura de cada haz individual, y, en general, la falta de cambium. En contraste con la organización concéntrica de los tejidos, común en las dicotiledóneas, muchas monocotiledóneas muestran una distribución dispersa de sus haces vasculares, como sucede en el maíz *(Zea mays)* (figura 8-30, *B*). Sin embargo, en otras, los haces están agrupados en la parte central del tallo, como en el rizoma de la raíz del calamus o espadaña dulce *(Acorus calamus)*. En este rizoma la región central está rodeada por una estructura semejante a la endodermis. En *Clintonia* los haces están muy juntos, agrupados en un círculo o anillo bien definido (fig. 8-30, *A*). Los tallos de ciertas monocotiledóneas, como el trigo y algunas otras gramíneas, tienen en la madurez el centro hueco (fig. 8-30, *D*).

La estructura de los haces individuales de los tallos de las monocotiledóneas varía según los diferentes géneros. La estructura de los haces varía también en las diferentes partes de la planta, y los de los entrenudos difieren frecuentemente de los de los nudos del tallo. El haz del rizoma de *Acorus calamus* (fig. 8-31) es un haz ***concéntrico.*** En este haz, el floema constituye el núcleo central rodeado por un delgado cilindro de xilema. El floema consta de tubos cribosos, células acompañantes, y una considerable cantidad de parénquima indiferenciado. La disposición con el floema en el centro, rodeado por el xilema, constituye el tipo ***anfibasal*** de haz concéntrico (fig. 8-31). Se encuentra frecuentemente en los tallos subterráneos de las monocotiledóneas con rizomas. No es, en cambio,

Escaneado con CamScanner

característico de los tallos aéreos de las monocotiledóneas del tipo de las gramíneas, aunque puede presentarse en los entrenudos de estas plantas.

En los entrenudos de los tallos de los cereales, como el maíz y el trigo y en otras gramíneas, los haces vasculares son colaterales (fig. 8-32). El floema está constituido por tubos cribosos y células acompañantes muy distintas, de tamaño

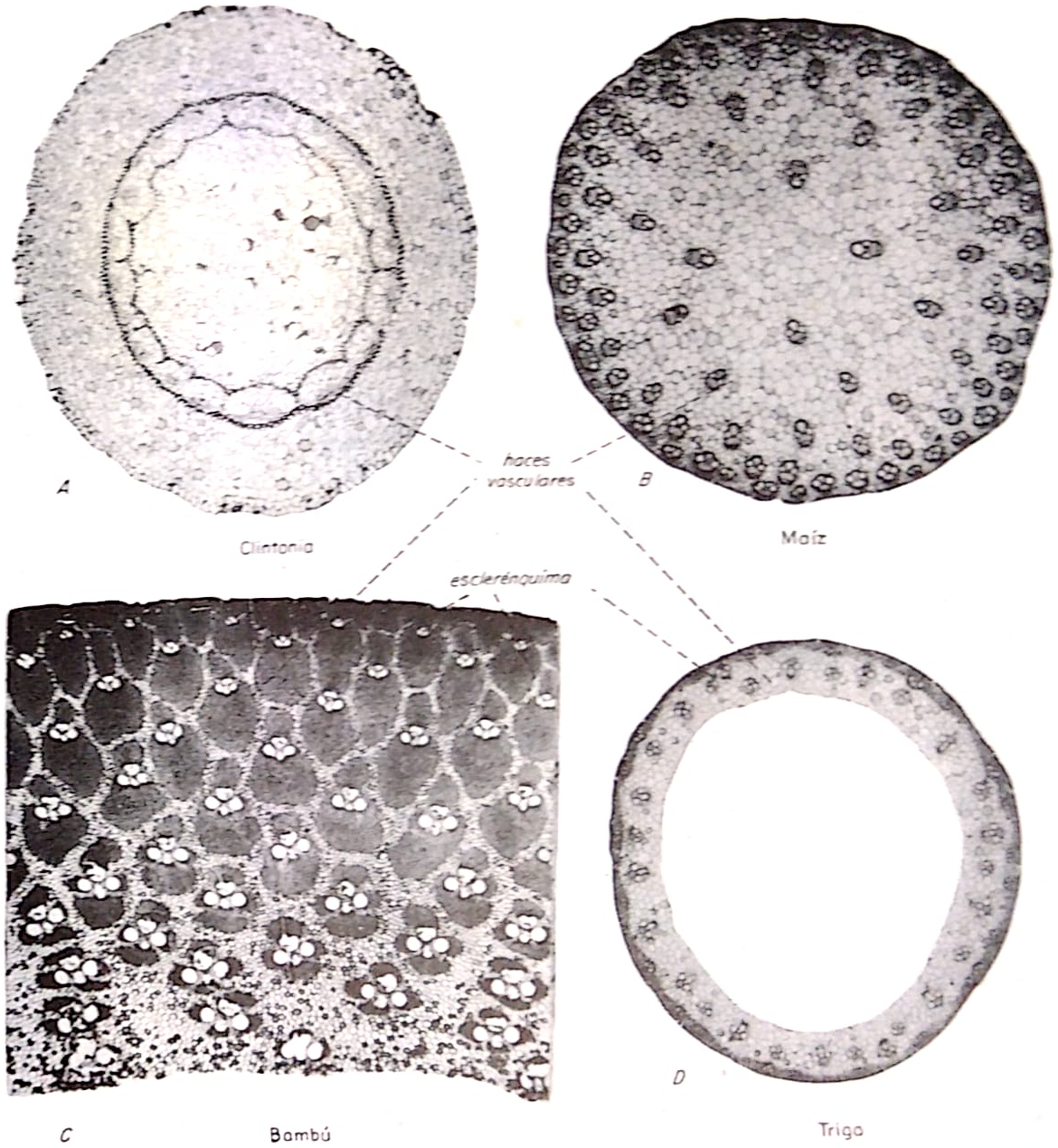


FIG. 8-30. Microfotografías de cortes transversales de tallos de monocotiledóneas, en los que se observa la disposición de los haces vasculares. (*Microfotografías de D. A. Kribs.*)

Escaneado con CamScanner

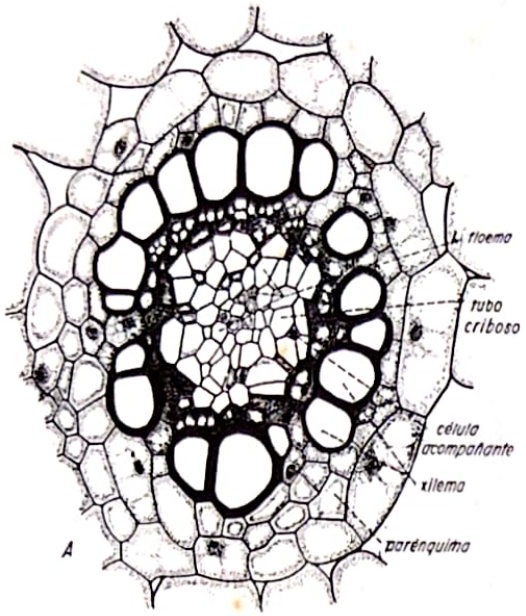


FIG. 8-31. Haz anfibasal del cálamo aromático *(Acorus calamus)*, con el floema rodeado por el xilema.

menor, generalmente cuadradas en sección transversal. El xilema está formado por vasos anillados, espiralados y punteados, algunas fibras y parénquima, hallándose localizado hacia el centro del tallo. Frecuentemente se forma un gran espacio intercelular o laguna, en la región de las células del protoxilema. Generalmente, existe una capa de tejido esclerenquimático, de varias o muchas células de espesor, que rodean más o menos completamente al haz colateral. En algunas monocotiledóneas, como el bambú (fig. 8-30, *C*), esta vaina es gruesa, fortaleciendo al tallo y proporcionándole considerable elasticidad.

El cambium vascular está típicamente ausente de los haces y tallos de las plantas monocotiledóneas. En estos haces cerrados no se forman tejidos secundarios adicionales, y el eje de la planta está compuesto por tejidos primarios derivados de los meristemos apicales e intercalares localizados en los nudos y cerca de las bases foliares. Algunas monocotiledóneas presentan un débil desarrollo cambial en el tejido fundamental o cambium vestigial dentro de los haces vasculares.

TIPOS DE ESTELAS PRESENTES EN LAS PLANTAS

El término de ***estela*** se aplica generalmente al esqueleto vascular y tejidos fundamentales asociados, existentes en el eje primario de la planta. En cada porción del eje de la planta existe un núcleo de tejido vascular con cantidades variables de tejido intervascular (interfascicular), comprendida la medula, si ésta está presente. La estela está delimitada generalmente por el periciclo cuando éste se halla presente, y está rodeada por el córtex. Se conoce cierto número de tipos diferentes de estelas, debido a las posiciones relativas (y origen de estas posiciones) de los diferentes tejidos y especialmente a las posiciones mutuas del xilema y del floema. Entre estos tipos se encuentra la protostela, la sinfonostela ectofloemática, la sifonostela anfifloemática, la sifonostela disecada, o dictiostela, la eustela y la atactostela.

La ***protostela*** es la más sencilla de todas y es probablemente el tipo más primitivo. En su forma más simple consta de un cilindro central sólido de xilema.

Escaneado con CamScanner

circular en sección transversal, y rodeado por un cilindro de floema (figs. 8-33, *B*; 8-34, *A*). No existe medula. Se encuentra en algunas de las plantas vasculares más inferiores actuales y en algunos géneros fósiles. Una modificación de esta forma sencilla se encuentra generalmente en las raíces de las actuales plantas vasculares. En este tipo (figs. 6-14; 8-33, *A*), denominado a veces ***actinostela*** o protostela con disposición radial del xilema y del floema, existe una parte central sólida de xilema con brazos radiales puntiagudos extendidos radialmente hacia el córtex, lo que proporciona al xilema forma de estrella. El protoxilema forma los brazos puntiagudos del xilema, y el metaxilema ocupa el centro de la estela. El floema se encuentra entre los brazos radiales, ocupando radios que alternan con los del protoxilema (figs. 6-14; 8-33, *A*). El número de brazos radiales del xilema varía desde dos a muchos, los términos de ***diarca, triarca, tetrarca,*** etc., se aplican para designar el número de tales brazos (fig. 6-17).

La ***sifonostela*** se caracteriza por presentar los tejidos vasculares en forma de un cilindro hueco con la medula visible en el centro; es decir, la medula ocupa la llamada porción «hueca». El floema y el xilema forman cilindros concéntricos. En la ***sifonostela ectofloemática*** (figs. 8-33, *C*; 8-34, *B*), el cilindro de xilema se sitúa junto a la medula y está rodeado por el cilindro de floema. En la ***sifonostela anfifloemática*** (figs. 8-33, *D*; 8-34, *C*) existen dos cilindros de floema, uno próximo a la medula y rodeado por el cilindro del xilema y el otro externamente a este último. La sifonostela ectofloemática se encuentra en los altos de algunas dicotiledóneas y gimnospermas. La sifonostela anfifloemática se encuentra en algunos helechos y en plantas dicotiledóneas como los miembros de la familia del cohombro.

La sifonostela está a menudo bastante alterada por el paso de los elementos vasculares desle el tallo a la hoja. Los cordones vasculares que pasan a la hoja reciben el nombre de ***trazas foliares.*** Cuando las trazas foliares se separan del cilindro vascular producen rupturas definidas, denominadas ***lagunas foliares,*** en el lado del cilindro del cual emergen. Naturalmente estas lagunas foliares se encuentran por encima de las trazas fo-

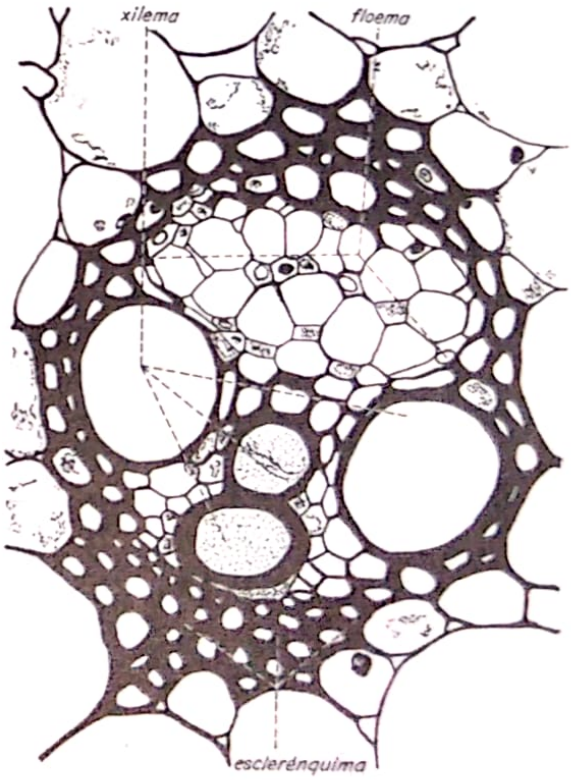


FIG. 8-32. Haz colateral del maíz *(Zea mays).*

liares y de las lagunas foliares modifican la topografía general del tallo. En su forma más simple, la sifonostela no presenta división en unidades más pequeñas. No existen lagunas foliares ni otras áreas interfasciculares de células de parénquima. En algunas plantas vasculares pueden existir lagunas foliares, pero estas lagunas no se extienden mucho verticalmente y no se superponen. Una sección transversal practicada en un entrenudo muestra un anillo continuo de tejido vascular (figs. 8-33, *C*; 8-34, *B*). Sin embargo, en algunos helechos y en otros miembros más superiores de las plantas vasculares, las lagunas foliares son más numerosas y se extienden verticalmente, tanto que llegan a superponerse. Una sección transversal a través de un entrenudo en estas plantas puede mostrar una red de unida-

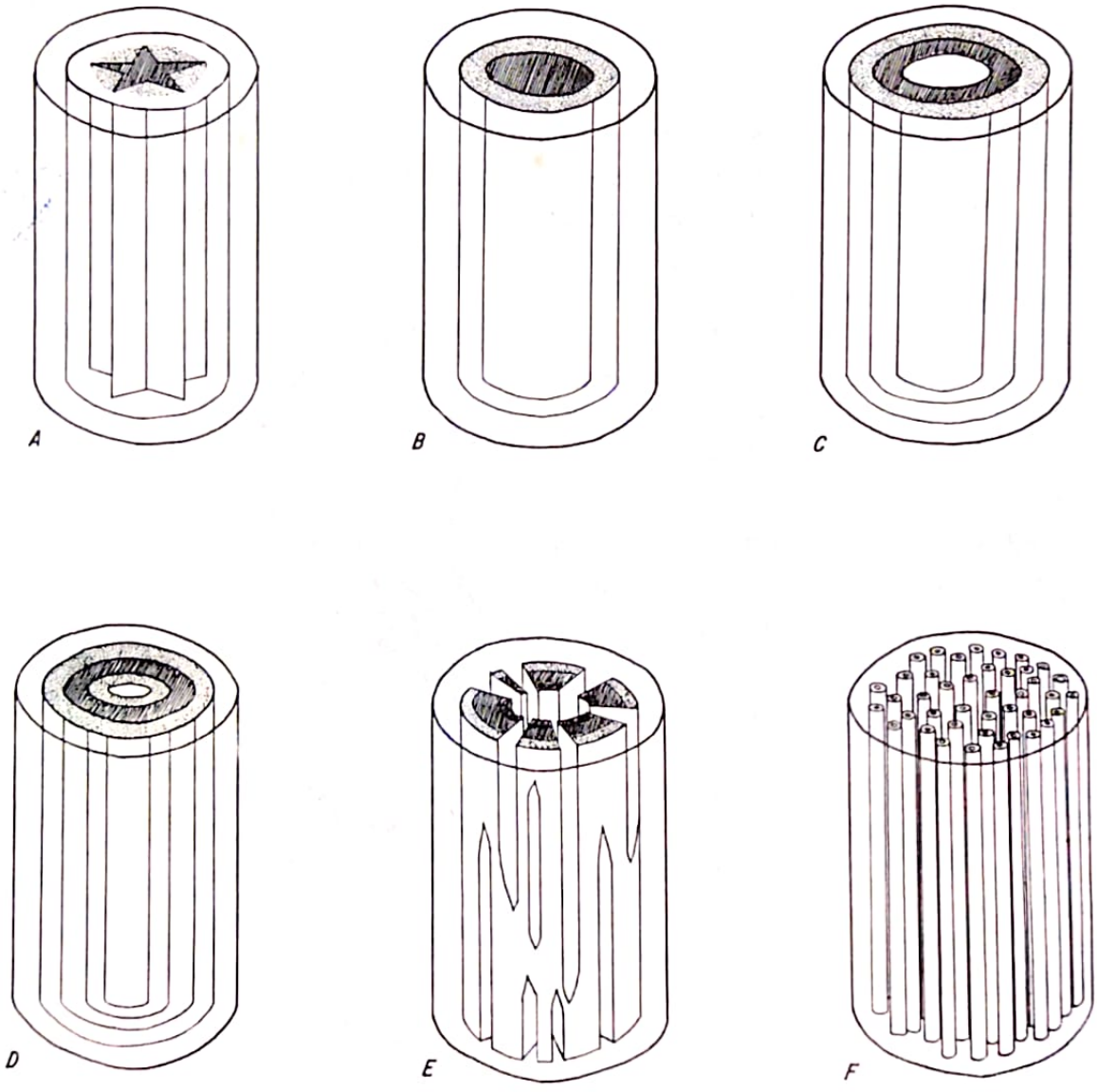
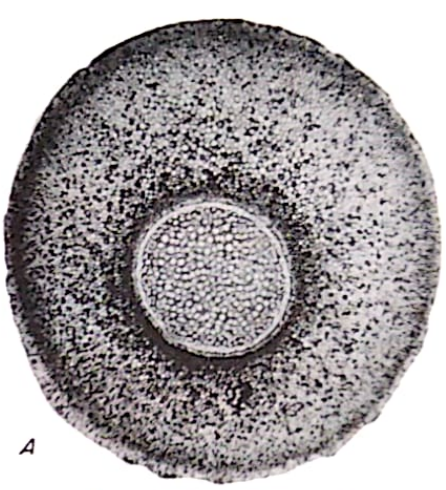


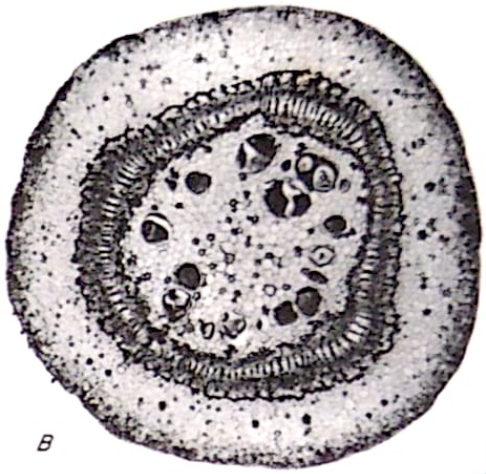
FIG. 8-33. Representación esquemática de diferentes tipos de estelas. *A*, protostela con disposición radial del xilema y del floema, denominada a veces actinostela; *B*, protostela; *C*, sifonostela ectofloemática; *D*, sifonostela anfifloemática; *E*, dictiostela; *F*, atactostela; en todo ellos el floema aparece punteado y el xilema rayado. *(Dibujo de Christian Hildebrandt.)*

Escaneado con CamScanner



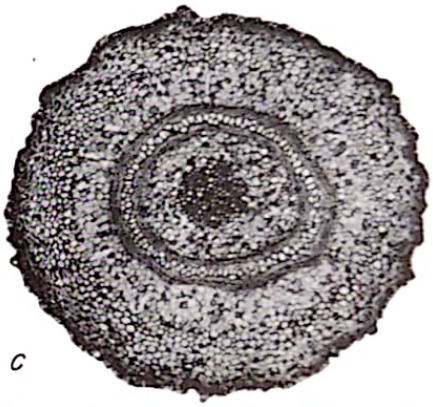
A

Protostela (Gleichenia)



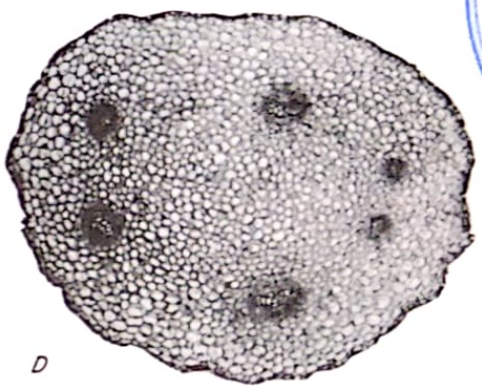
B

Sifonostela ectofloemática (Tilia)



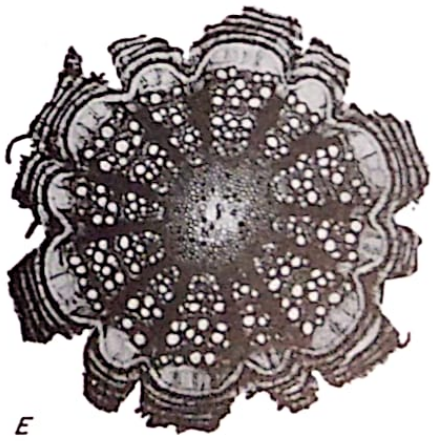
C

Sifonostela antifloemática (Dicksonia)



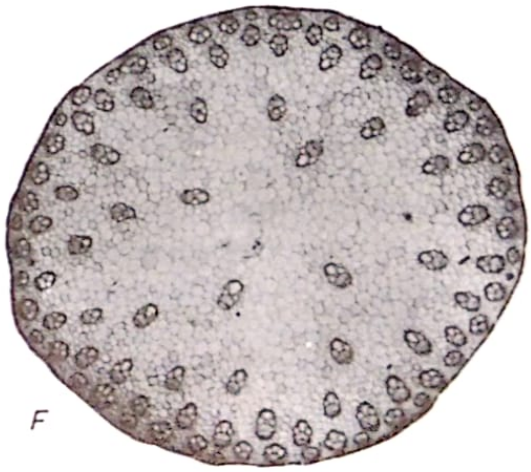
D

Dictiostela (Polypodium)



E

Eustela (Clematis)



F

Atactostela (Zea Mays)

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz · Toledo 250 · Madrid
BIBLIOTECA

FIG. 8-34. Tipos de estelas vistas en microfotografías de secciones tranversales de tallos. *(Microfotografías de D. A. Kribs.)*

Escaneado con CamScanner

des vasculares separadas. Una sifonostela tan modificada o disecada se denomina ***dictiostela*** (figs. 8-33, *E*; 8-34, *D*). Las posiciones relativas de las unidades vasculares y del tejido fundamental tal como aparecen en secciones transversales de la dictiostela varían en los diferentes niveles del tallo.

La ***eustela*** (del griego, «estela verdadera») es algo semejante en su aspecto a la dictiostela, en secciones transversales (fig. 8-34, *E*), pero los cordones vasculares separados son el resultado tanto de las lagunas foliares como de la presencia de otros tejidos interfasciculares tan uniformemente extendidos en sentido vertical, que en sección transversal presentan el mismo aspecto en todos los niveles del eje. En otras palabras, hay haces separados de tejido vascular alternando con tejido fundamental en todo el eje. La eustela se encuentra en algunas plantas dicotiledóneas y en algunas gimnospermas.

En muchas monocotiledóneas, como el maíz y otras gramíneas, la estela está incluso más fragmentada, de modo que, en sección transversal, los cordones o haces vasculares carecen aparentemente de toda ordenación y aparecen esparcidos en el seno del tejido fundamental. Este tipo de estela se denomina ***atactostela*** (del griego *atactos*, sin orden) (figs. 8-33, *F*; 8-34, *F*).

TIPOS DE HACES VASCULARES

Según sea la orientación del xilema y del floema, los haces vasculares individuales de la estela se clasifican en colaterales, bicolaterales y concéntricos. Si los haces contienen cambium, se dice que son abiertos, pero si no se desarrolla cambium se dice que son cerrados.

El haz colateral (fig. 8-35, *B*) se caracteriza por tener el protoxilema y el protofloema localizados en el mismo radio. El tejido del xilema se sitúa más próximo al centro del eje mientras que el floema lo hace hacia la periferia del tallo. Los haces colaterales son característicos de los tallos de las dicotiledóneas y gimnospermas pero se encuentran asimismo en algunos helechos y en monocotiledóneas como el maíz y otros cereales.

El haz bicolateral (fig. 8-35, *C*) presenta los mismos caracteres generales que el colateral, pero el floema está situado tanto interiormente como exteriormente al xilema. La masa interior del floema, frecuentemente de extensión muy limitada, está próxima a la medula. La capa de cambium se halla situada únicamente entre el xilema y la masa externa de floema. Todos los tejidos se encuentran en el mismo radio. Los haces bicolaterales se encuentran en los tallos de algunos helechos y en los miembros de la familia del cohombro. El tomate y la patata poseen haces bicolaterales en los que el floema interno aparece en pequeños cordones esparcidos.

El haz concéntrico. Cuando cualquiera de los tejidos vasculares rodea al otro, se dice que el haz es concéntrico. Si es el floema el que rodea al xilema, el

Escaneado con CamScanner

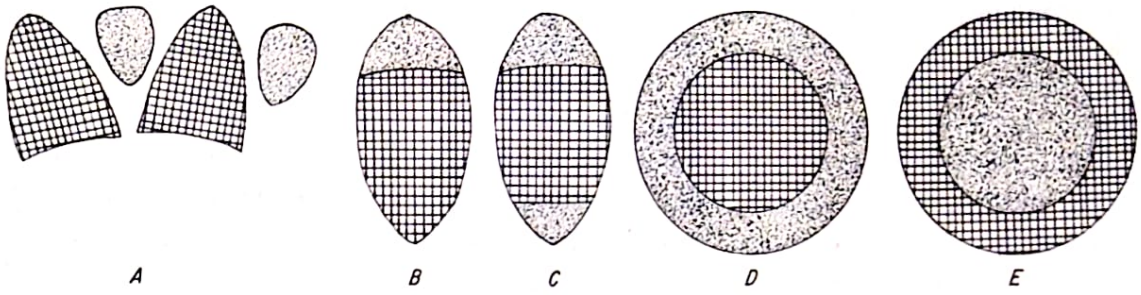


FIG. 8-35. Disposición del xilema y del floema en los tejidos primarios; haces vasculares (esquemáticos). *A*, disposición radial; *B*, haz colateral; *C*, haz bicolateral; *D*, haz anficribal; *E*, haz anfibasal; el floema aparece punteado y el xilema cuadriculado en todos los esquemas. *(Dibujo de Florence Brown.)*

haz se denomina ***anficribal*** (fig. 8-35, *D*), pero cuando el xilema rodea al floema, es ***anfibasal*** (fig. 8-35, *E*). Haces anficribales se encuentran en algunos helechos, y anfibasales en los tallos subterráneos de algunas monocotiledóneas (fig. 8-31).

Haces abiertos y cerrados. Un haz vascular abierto se caracteriza por la presencia de cambium, formado a partir de células procambiales que han conservado sus propiedades meristemáticas. Las adiciones sucesivas de nuevas células a partir del cambium determinan el aumento de los haces primarios y pueden ser responsables de la formación de nuevos haces secundarios. En los haces abiertos falta generalmente la vaina vascular. Los haces colaterales de las gimnospermas y de las dicotiledóneas, así como también los haces bicolaterales de otras dicotiledóneas, son siempre haces abiertos.

El término de «haz cerrado» hace referencia a la ausencia de cambium dentro del haz vascular. La diferenciación de las células queda completada en el estado primario del desarrollo, y no hay nueva adición de células al haz. Frecuentemente los haces cerrados presentan una vaina externa de células esclerenquimáticas de paredes muy gruesas, como en el haz del maíz. Los haces vasculares de los helechos y de las monocotiledóneas son haces cerrados.

Disposición radial del xilema y del floema. Mientras que el tejido vascular primario de los tallos de las plantas está dispuesto generalmente en haces vasculares separados, las raíces no presentan esta disposición. En vez de ella, los puntos del protoxilema y protofloema están localizados en radios distintos, por lo que generalmente se dice que presentan disposición radial. El xilema y el floema primarios están frecuentemente separados por células parenquimáticas (fig. 8-35, *A*).

FISIOLOGÍA DE LOS TALLOS

Generalidades. El tallo proporciona soporte mecánico a las hojas, flores y frutos al propio tiempo que constituye la vía de transporte del agua, substancias

Escaneado con CamScanner

inorgánicas y alimentos elaborados. Debido principalmente al crecimiento y desarrollo del tallo las hojas quedan situadas en posiciones adecuadas con respecto a la luz mientras que, al propio tiempo, conservan su conexión con la fuente de agua y substancias minerales del suelo. De esta manera las hojas pueden realizar la síntesis de los alimentos. Una vez que los alimentos han sido elaborados, el tallo proporciona de nuevo el medio adecuado para que estos alimentos salgan de las hojas y sean transportados a otras regiones del vegetal. De manera análoga, el tallo sostiene a las flores, frutos y semillas, al propio tiempo que constituye las vías de conducción a través de las cuales dichos órganos reciben el adecuado suministro de alimentos que precisan para su desarrollo. Además de ello, los tallos desempeñan el papel de órganos de almacenamiento de la planta. En la medula, en el córtex, en el parénquima del floema y en los radios pueden almacenarse hidratos de carbono y otros alimentos.

Los tallos de algunas especies vegetales sirven también para el almacenamiento de agua, como ocurre en muchos cactos. Los tallos jóvenes y especialmente los de las plantas herbáceas son verdes y realizan la fotosíntesis. Por último, el tallo contribuye en determinadas ocasiones a la propagación del vegetal. Aunque es limitado el número de especies en que esto se realiza en la Naturaleza, esta propiedad es utilizada en gran escala en la propagación comercial de muchos frutales y plantas de invernadero. Plantas como el crisantemo, coleus, clavel y el rosal se desarrollan generalmente a partir de esquejes. Los árboles frutales se propagan generalmente mediante estacas e injertos que son asimismo tipos de propagación mediante el tallo. La ventaja que para el cultivador presentan estos métodos de reproducción asexual es que las nuevas plantas así originadas pertenecen al mismo tipo que las originarias, mientras que no siempre ocurre así con la propagación mediante semillas.

Tejidos que intervienen en la conducción del agua. Se ha indicado ya anteriormente que el xilema, o leño, es el tejido conductor del agua en la planta. Aunque en muchas partes de la planta tanto el agua como las substancias inorgánicas disueltas circulan a través de las células parenquimáticas, es principalmente a través de las traqueidas y vasos que se realiza el transporte de dichas substancias. La misma estructura de estos elementos indica que ello es así, pero puede demostrarse además experimentalmente. Si, por ejemplo, se coloca un tallo cortado en una solución de tionina o de cualquier otro colorante que no sea tóxico y se deja en ella por espacio de una hora o más, las secciones practicadas en el tallo revelarán que sólo las traqueidas y vasos están teñidos por el colorante, demostrando que el líquido ha pasado por dichas células. Que el transporte no se realiza por las membranas de estas células puede demostrarse sumergiendo el extremo cortado de un brote con hojas en gelatina que previamente se ha licuado por calentamiento y dejando que ésta sea absorbida por el tallo. Si se hace solidificar a la gelatina absorbida por el tallo colocando a éste en agua fría, y se corta entonces un trozo del extremo del tallo de manera que queden expuestas

Escaneado con CamScanner

las membranas celulares, y el tallo se coloca de nuevo en el agua, pronto se verá que el brote se marchita. Ello es debido a que las cavidades de las traqueidas y vasos han quedado obturadas por la gelatina. De modo análogo, un brote con hojas que se ha dejado marchitar se recobrará en seguida de su marchitez si el tallo se coloca en agua porque en este caso las cavidades de las células están llenas de aire. Todavía puede comprobarse cuál es la vía de conducción practicando una decorticación anular. Si se quita un anillo de corteza que comprenda hasta el cambium, la planta no se marchitará, pero si se corta cuidadosamente el xilema de una sección completa del tallo, dejando inalterados tanto al floema como al córtex, la planta se marchitará. Todo ello indica por consiguiente que el xilema es el único tejido que puede conducir el agua y ello con una velocidad suficiente para impedir la marchitez.

En algunos árboles, únicamente la albura interviene en la conducción del agua, ya que la madera más vieja está obstruida por tílides que son evaginaciones que penetran en las traqueidas y vasos a partir de las células parenquimáticas vivas adyacentes. En otros árboles es todo el xilema el que sigue interviniendo en la conducción del agua.

Se cree generalmente que muchas de las substancias inorgánicas son también transportadas por las traqueidas y vasos.

Exudación de los tallos. Presión radical. Si se corta toda la parte aérea de una planta a unos pocos centímetros de la superficie del suelo y se acopla un tubo de cristal mediante goma al tocón, se verá cómo la savia va subiendo gradualmente a lo largo del tubo. Si se acopla un manómetro a la superficie cortada puede medirse la presión ejercida por la savia. En este caso se comprobará que esta presión raras veces sobrepasa las 2 atmósferas siendo generalmente más baja. La fuerza que motiva la exudación de la savia en el tallo seccionado se denomina presión radical, puesto que se considera debida a las fuerzas osmóticas que actúan en la raíz. La savia fluye también a veces de las ramitas cortadas a las plantas en primavera. Esta exudación puede ser particularmente acusada en el caso de las parras podadas. En ocasiones se le llama «sangría». Grandes cantidades de líquido pueden exudarse de este modo a lo largo de un período de tiempo considerable. El exudado está constituido por pequeñas cantidades de azúcares y otras substancias orgánicas e inorgánicas, además del agua.

Entre las condiciones necesarias para que esta exudación tenga lugar, figura un abundante suministro de agua, temperatura favorable, presencia de células vivas en las raíces y, en general, aquellas condiciones que impedirían la transpiración. Si se matan las raíces no tiene lugar la exudación. Ésta es más acusada por la noche que durante el día en las plantas con hojas. En las plantas leñosas es mucho más acusada en primavera antes de que broten las hojas. La gutación, ya descrita en el capítulo sobre las hojas (véase página 100), y la emisión de savia por parte de algunos árboles cuando se les lesiona, son asimismo manifestaciones de la presión radical.

Escaneado con CamScanner

El derrame de la savia por los arces que han sido sangrados para la elaboración del azúcar de arce, está determinado probablemente por las presiones del tallo más que por la presión radical. Se ha comprobado que sigue realizándose en troncos de arce completamente separados de sus raíces y colocados en agua. La savia del arce fluye con mayor intensidad en los días soleados cálidos que siguen a noches con heladas. Cesa cuando las temperaturas nocturnas no descienden ya por debajo del punto de congelación; ni tiene lugar cuando las temperaturas permanecen constantemente por debajo o por encima del punto de congelación. Por consiguiente, la sangría del arce se realiza generalmente durante los últimos meses invernales inmediatamente antes de la llegada de la primavera, cuando prevalecen las condiciones más favorables. Un arce de azúcar puede proporcionar diariamente de 5 a 8 litros de savia con un contenido en azúcar del 2 al 3 por 100. Este azúcar procede probablemente de los hidratos de carbono almacenados en los radios leñosos y en el parénquima del xilema.

Otros ejemplos de la presión del tallo los constituyen la exudación de savia por las palmeras y otras plantas tropicales. En el caso de las palmeras, la savia es exudada por el tallo cuando se corta la inflorescencia terminal. Una sola palmera puede proporcionar de 6 a 10 litros diarios de savia. Las palmeras constituyen una importante fuente de azúcar en los trópicos. La savia exudada por la pita *(Agave americana)* se emplea en gran escala en Méjico para la elaboración de un licor fermentado, el pulque, y el licor destilado, mescal.

La ascensión de la savia en el tallo. En un capítulo precedente se indicó, ya que un arce puede perder hasta unos 363 litros de agua por día a consecuencia de la transpiración. Ello significa que debe existir en el tallo algún procedimiento para transportar grandes cantidades de agua hacia las hojas con objeto de reemplazar dicha pérdida. Durante muchos años ha preocupado a los botánicos la cuestión de cómo árboles de gran tamaño como son las palmeras rojas gigantes de California o los eucaliptos de Australia, especies arbóreas que pueden alcanzar alturas de más de cien metros, pueden elevar las enormes cantidades de agua requeridas por las hojas, con una velocidad suficiente para que no se produzca la marchitez. No es nuestro propósito detallar aquí todas las múltiples teorías propuestas para explicar este fenómeno, sino analizar algunas de las fuerzas que pueden intervenir en él y explicar brevemente el método más probable mediante el cual la savia asciende hasta las cimas de los árboles más altos.

Presión de exudación o presión radical. Del hecho de que un tallo pueda seguir expulsando agua cuando se le ha cortado toda la parte superior, como se ha indicado en el apartado precedente, cabría pensar que la savia es empujada hacia arriba por las fuerzas osmóticas que determinan la existencia de la presión radical. No obstante, un cuidadoso examen de esta materia, evidenciará que la presión radical es una fuerza completamente inadecuada para elevar la savia hasta las cimas de los árboles. En primer lugar, esta presión raras veces es mayor de 2 a 6 atmósferas, mientras que se ha calculado que se necesitan alrededor de

Escaneado con CamScanner

20 atmósferas para elevar la savia hasta las cimas de los árboles más altos. Por otra parte, la presión radical es más baja cuando la transpiración es más intensa. Además, se han registrado frecuentemente presiones negativas en los tallos de los árboles, presiones negativas que no existirían si la savia fuese empujada desde abajo. Que las raíces no sean necesarias para la ascensión de la savia queda demostrado por el hecho de que el extremo cortado de la planta no se marchita si se le coloca en agua. Cuidadosas mediciones efectuadas indican que esta parte cortada eleva el agua con una fuerza de varias atmósferas.

Presión atmosférica. Si la parte exterior del tallo estuviese completamente aislada del aire, de modo que el xilema pudiese actuar como un sistema continuo de tubos desde la raíz hasta las hojas, la pérdida de agua en el extremo de la columna podría producir el vacío, con el resultado de que la presión atmosférica al actuar sobre el extremo inferior de la columna, podría empujar al agua para impedir que dicho vacío se formase en el extremo superior. Desgraciadamente pocas de estas condiciones se dan en el vegetal. No existe ninguna superficie libre en la parte baja de la columna sobre la que pueda actuar la presión atmosférica, puesto que el agua es arrastrada desde las células vivas de las raíces. Además, la máxima altura a la que la presión atmosférica podría elevar la savia, incluso si se cumpliesen todas las condiciones señaladas, sería inferior a unos 10 m.

Capilaridad. El hecho de que los vasos y las traqueidas por los que asciende la savia sean tubos capilares, sugiere de inmediato la idea de que parte del líquido pueda ascender en dichos tubos por capilaridad. Indudablemente la capilaridad debe actuar en la madera, pero dado el diámetro de los vasos y traqueidas es evidente que tal elevación no podría ser superior, cuando más, a unos pocos metros.

Como es sabido, cuanto más estrecho sea un tubo capilar, a tanta más altura ascenderá el líquido en él. Por tanto, cabría esperar que los árboles más altos tuviesen los vasos más estrechos, cuando en realidad sucede con frecuencia lo contrario. Además, en muchos árboles, el leño de primavera, en el que existe una circulación más intensa de la savia, está constituido generalmente por vasos de mayor calibre que los del leño formado a fines de verano. Por estas y otras razones, puede descartarse la capilaridad como fuerza que intervenga activamente en la ascensión de la savia.

Otras posibles fuerzas. Una de las teorías más antiguas propuestas para explicar el movimiento ascensional de la savia admite que el agua se vaporiza en la parte inferior de la columna y en forma de vapor pasa a la parte superior de la columna donde se condensa de nuevo. Además de las dificultades que supone considerar el efecto de la temperatura en la vaporización y condensación, incluso si pudiesen verificarse, este método no actuaría con velocidad suficiente para hacer frente a las exigencias de la planta durante la transpiración rápida y sólo explicaría el movimiento del agua pura y no la circulación de las substancias inorgánicas disueltas en la savia de los vasos y traqueidas.

Escaneado con CamScanner

El gran fisiólogo vegetal alemán Julius Sachs pensó que el agua se desplazaba por las paredes del xilema debido a la fuerza de imbibición. Indudablemente el agua se encuentra en las membranas de las células del xilema; pero puesto que las plantas se marchitan cuando se obstruyen sus vasos, es evidente que el método indicado no puede explicar la ascensión de la savia con velocidad suficiente.

El fisiólogo vegetal Bose, de la India, resucitó otra de las antiguas teorías, la de que las células vivas situadas a lo largo del tallo, y según Bose, especialmente las del córtex interior, desarrollan fuerzas osmóticas que empujan a la savia hacia arriba mediante un sistema de bombas de relevo. Esta teoría tiene escaso apoyo, tanto anatómico como experimental. Se ha comprobado que la savia sigue ascendiendo después de que todas las células han muerto a lo largo de extensas regiones del tallo.

La teoría de la cohesión. Hasta la fecha la explicación más satisfactoria que se ha propuesto para explicar la ascensión de la savia es la teoría de la cohesión. Supone esta teoría que el agua es tirada hacia arriba a través del xilema por una tracción aplicada al extremo superior de la columna de agua y que esta tracción se transmite hacia abajo debido a la ***cohesión del agua*** en los vasos y traqueidas. La tracción, por lo menos durante la transpiración intensa, es debida a la evaporación del agua en las hojas, pero su intensidad es restringida por la presión osmótica de las células de la hoja. La tracción puede también originarse por un déficit de agua en los coloides hidrófilos de las células en el extremo superior de la columna de agua. Este déficit tiende a ser remediado con la creación de una tracción sobre el agua existente en los vasos y en las traqueidas. La columna de agua existente en estos elementos conductores no se rompe en virtud de la fuerza de cohesión de la propia columna de agua. Se ha estimado que la tracción total necesaria para mantener la columna durante un máximo de transpiración no excede de 20 atmósferas. La presión osmótica de las células de la hoja es por término medio de unas 30 atmósferas, por lo que resulta adecuada para crear dicha tracción. Además, la fuerza de imbibición de los coloides de la hoja y de las ramitas jóvenes puede alcanzar varios centenares de atmósferas.

Se ha medido la fuerza de cohesión de la savia y se ha visto que excede en algunos casos de las 150 atmósferas, por lo que esta fuerza parece más que adecuada. La teoría supone la existencia de una columna ininterrumpida de agua desde las raíces hasta las hojas. Esto se ha visto que aparentemente es verdad, aunque muchas de las células del xilema pueden llenarse de aire sin destruir la continuidad del agua. Debería mencionarse además el hecho de que presiones negativas de 10 a 20 atmósferas han sido observadas en algunos tallos lo que confirma la teoría que supone que la savia es estirada desde arriba más que empujada desde abajo. Además, los vasos que son exclusivamente células conductoras, están generalmente reforzados por anillos, espirales y barras en su parte interior, lo que les permite resistir la tracción desde la parte superior de la columna más que a una presión desde abajo o dentro de las células.

Escaneado con CamScanner

La teoría de la cohesión explica la subida de la savia exclusivamente mediante un fenómeno físico. Excluye toda intervención en el proceso por parte de las células vivas a lo largo de la columna de agua, aunque requiere que las células situadas en el extremo superior de la columna sean células vivas. Debería recordarse también que el agua alcanza al xilema en la parte inferior de la columna a través de las células vivas de la raíz, aun cuando estas células puedan no intervenir en la ascensión de la savia. Por consiguiente, la ascensión de la savia se realiza únicamente en plantas vivas.

En la actualidad existe mayor comprobación experimental en apoyo de la teoría de la cohesión que de cualquier otra teoría propuesta para explicar la ascensión de la savia.

Conducción del alimento. El xilema interviene principalmente en la conducción del agua y de las substancias inorgánicas. Puesto que existen muchas células almacenadas en los radios leñosos junto a los vasos del xilema y a las traqueidas, no es raro encontrar alimentos tales como azúcares en la savia del xilema. Sin embargo, se admite generalmente que el principal camino para la circulación de los alimentos elaborados es el floema. La estructura de los tubos cribosos sugiere inmediatamente que la conducción es su función principal. Además, el análisis químico del contenido de las células del floema revela que está compuesto principalmente por hidratos de carbono disueltos, proteínas y otros compuestos nitrogenados. Se observa con frecuencia que los tubos cribosos son mayores y el floema está más desarrollado en aquellos tallos en que es evidente una circulación más intensa y rápida del alimento, como en los pedúnculos de algunas flores y frutos grandes, y en muchos de los tallos alargados de las cucurbitáceas como la calabaza. También se comprueba que el floema es el principal tejido conductor de alimentos mediante experimentos de decorticación. Si se separa un anillo de corteza de la parte inferior de un esqueje de sauce o de alheña y se coloca en agua, las raíces se desarrollarán exclusivamente por encima de la parte donde se ha desprendido el anillo, indicando que el alimento necesario para su desarrollo sólo puede obtenerse en la parte del tallo situada por encima del anillo. Si el xilema transportase alimentos, las raíces podrían desarrollarse tanto por encima como por debajo de dicha zona.

El hecho de que la decorticación anular de los manzanos, practicada a comienzos de junio, aumente la producción de inflorescencias y frutos al año siguiente apoya asimismo indirectamente la afirmación de que el floema conduce los alimentos, ya que se ha pensado que el desarrollo de las yemas florales está condicionado por la cantidad de hidratos de carbono en los tallos en esta época. Si se deja intacto al tallo, gran parte de estos hidratos de carbono se desplaza hacia las raíces. La decorticación anular impide este desplazamiento hacia las raíces y por consiguiente incrementa el contenido en hidratos de carbono de la parte del tallo situada por encima de la región donde se ha cortado la corteza. Si esta operación se practica en cualquier otra época del año diferente de la

Escaneado con CamScanner

primavera, acarrea generalmente la muerte del vegetal, ya que las raíces quedan privadas de alimentos, otro hecho que confirma de nuevo que el floema transporta alimentos.

Aunque existen muchas pruebas de que el floema es el encargado de transportar los alimentos, se conoce con poca precisión lo relativo al mecanismo de este movimiento y de las fuerzas que en él intervienen. Hay también indicios de que también las substancias inorgánicas pueden ser transportadas por el floema. Aparentemente estas substancias minerales lo mismo que los alimentos pueden circular hacia arriba lo mismo que hacia abajo por el floema.

TALLOS ESPECIALIZADOS

Los tallos, al igual que las hojas y que las raíces pueden estar especializados tanto en su forma como en su función. Las variaciones de los tipos de tallos descritas hasta la fecha son numerosas y muy extendidas. En este apartado describiremos algunas de las más manifiestas, importantes o raras.

Tallos subterráneos. Existen cuatro clases principales de tallos subterráneos: ***rizomas, tubérculos, cormos y bulbos.***

Rizomas. Los rizomas son tallos horizontales que crecen por debajo de la superficie del suelo. En algunos casos están recubiertos sólo parcialmente. Pueden compararse con los tallos aéreos rastreros o reptadores. Aunque designados con frecuencia erróneamente con el nombre de raíces, los rizomas son verdaderos tallos, como pone de manifiesto el que estén constituidos por nudos y entrenudos. Llevan hojas escamosas y yemas axilares, desarrollando frecuentemente raíces en los nudos.

FIG. 8-36. Tallo subterráneo. (rizoma) de *Agropyron repens*, provisto de nudos y entrenudos, portador de raíces, hojas y brotes aéreos. *(Dibujo de Elsie M. McDougle.)*

Las plantas con rizomas de alargamiento rápido, como el cardo del Canadá y *Agropyron repens* (figura 8-36), se extienden mucho con gran rapidez. Cuando se les corta, como sucede al arar la tierra y en otras labores, cada parte produce una nueva planta, por lo que estas plantas son malas hierbas, difíciles de extirpar. Los rizomas son es-

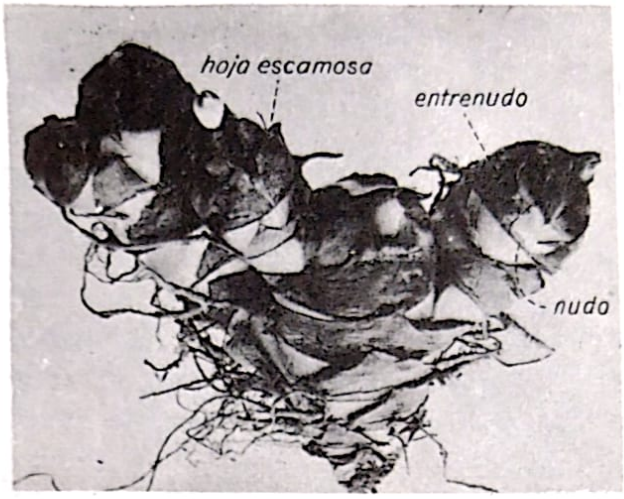


FIG. 8-37. Rizoma de *Canna indica*.

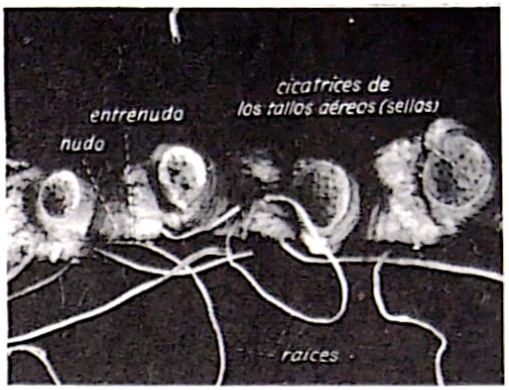


FIG. 8-38. Rizoma del Sello de Salomón (*Polygonatum* sp.) algo aumentado, en el que se observan las cicatrices circulares (sellos) producidas por la abscisión de los tallos aéreos, la existencia de nudos y entrenudos, y la presencia de raíces.

tructuras perennes que permanecen vivas durante el invierno. Al llegar la primavera algunas de sus yemas se desarrollan dando lugar a brotes verticales con hojas que producirán luego flores y semillas, mientras que otras originan nuevos brotes subterráneos. Ello se va repitiendo una y otra vez. Entre tanto, mueren con frecuencia las porciones más viejas de los rizomas, quedando así cortadas las comunicaciones entre las ramas más jóvenes y originándose así muchas plantas separadas. Un rizoma puede cortarse en tantos trozos como nudos tenga y cada trozo producirá una nueva planta si posee suficiente cantidad de alimentos almacenados que permitan desarrollarse a la yema para dar lugar a un brote aéreo. Además, si se arranca o corta la parte superior de la planta que tenga rizomas, ésta no muere, formándose rápidamente nuevos brotes a partir de las yemas subterráneas. No obstante, el corte repetido de los brotes a medida que éstos van formándose, producirá a la larga el agotamiento de los alimentos de reserva almacenados y puede causarse la muerte al vegetal.

En algunas plantas, el rizoma se alarga menos rápidamente, se hace corto y grueso, almacenando gran cantidad de alimento, generalmente almidón. La longitud de la parte viva de estos rizomas varía desde menos de dos centímetros hasta unos treinta centímetros o más. Los iris, las cañas (fig. 8-37) algunas mentas y el sello de Salomón (fig. 8-38) constituyen ejemplos de este tipo. Muchas formas de iris poseen rizomas que en parte están descubiertos y llevan verdaderas hojas estrechamente apretadas debido a la escasa longitud de los entrenudos. Cicatrices foliares en forma de anillos indican las inserciones de hojas anteriores. En las mentas el rizoma está enterrado y sólo se forman hojas escamosas. En el sello de Salomón también está enterrado el rizoma, que cada año envía hacia arriba en su extremo un único brote portador del follaje que florece y muere en otoño, separándose finalmente del rizoma. En el punto donde

Escaneado con CamScanner

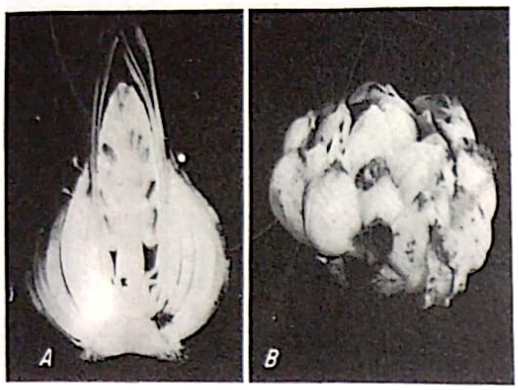


FIG. 8-39. *A*, bulbo tunicado del jacinto con un grupo de flores parcialmente diferenciado dentro del bulbo; *B*, bulbo escamoso del lirio de Pascua.

estaba implantado el brote queda una cicatriz circular. Debido a que esta cicatriz da en cierto modo la impresión de tratarse de un sello impreso sobre cera, la planta ha recibido el nombre de sello de Salomón. Puesto que se forma un único «sello» al año, los límites del crecimiento anual del rizoma pueden determinarse fácilmente.

Tubérculos. Cuando los rizomas se agrandan en los ápices de crecimiento por la acumulación de alimentos almacenados, generalmente almidón, se originan los tubérculos, como los de la alcachofa de Jerusalén, o de la patata (fig. 8-40, *A*). Los «ojos» de la patata son nudos, en cada uno de los cuales se forman varias yemas en las axilas de pequeñas hojas escamiformes. Los tubérculos son órganos de almacenamiento de alimentos. En el otoño el rizoma muere, excepto los tubérculos que quedan sueltos en el suelo, siendo capaz cada uno de ellos de producir nuevas plantas al llegar la primavera. Las patatas se propagan regularmente mediante trozos de los tubérculos.

Cormos. Un cormo, de los que el azafrán ofrece un ejemplo, es un rizoma muy corto y grueso, a menudo mucho más ancho que largo, que generalmente crece derecho más que horizontal. En los nudos se forman frecuentemente yemas y raíces. Las yemas darán lugar a nuevas plantas, algunas de las cuales, después de cierto tiempo, dan lugar a nuevos cormos, mientras que el viejo muere. La vaine escamosa del cormo está formada por los restos muertos de las bases foliares, que son muy visibles en los cormos del gladiolo (figura 8-40, *B*).

Bulbos. El bulbo puede considerarse como un tallo corto con bases foliares carnosas, comúnmente denominadas escamas. Cuando las escamas se extienden completamente alrededor del bulbo, de manera que aparecen en sección transversal como una serie compacta de anillos concéntricos, como sucede en la cebolla, se dice que el bulbo es *tunicado* o *cubierto*. El tulipán, el jacinto (fig. 8-39, *A*) y el

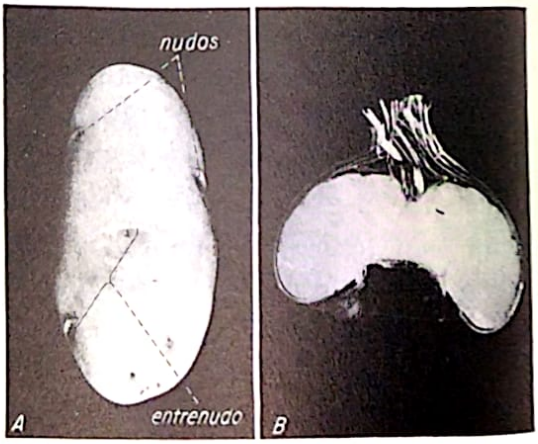


FIG. 8-40. *A*, tubérculo de patata; obsérvese que los «ojos» son nudos con yemas; *B*, cormo de *Gladiolus* partido por la mitad, mostrando el tallo central sólido con bases foliares escamosas.

Escaneado con CamScanner

FIG. 8-41. *Ampelopsis tricuspidata*, con zarcillos ramificados provistos de discos adhesivos en las puntas. Los zarcillos son tallos especializados.

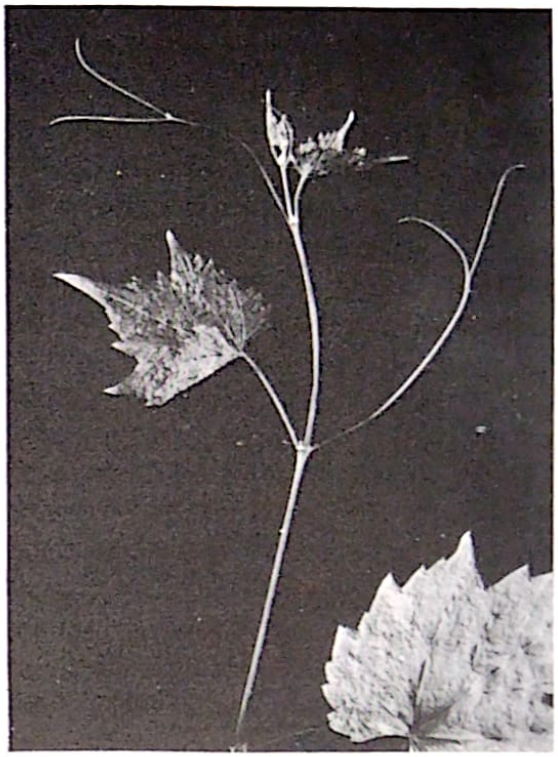


FIG. 8-42. Extremo en crecimiento del tallo de la vid (*Vitis* sp.) con zarcillos.

FIG. 8-43. Rusco (*Ruscus* sp.) Las formaciones en forma de hojas son tallos especializados (filocladios) con nudos en los que aparecen hojitas escamosas muy pequeñas y yemas axilares.

FIG. 8-44. Espino cerval (*Discaria* sp.). Las espinas son ramas que parten de yemas axilares y llevan hojas en los nudos.

Escaneado con CamScanner

puerro pertenecen también a este tipo. Cuando existen numerosas escamas estrechas, que no rodean completamente al tallo, como ocurre en el lirio, se dice entonces que el bulbo es *escamoso* (fig. 8-39, *B*).

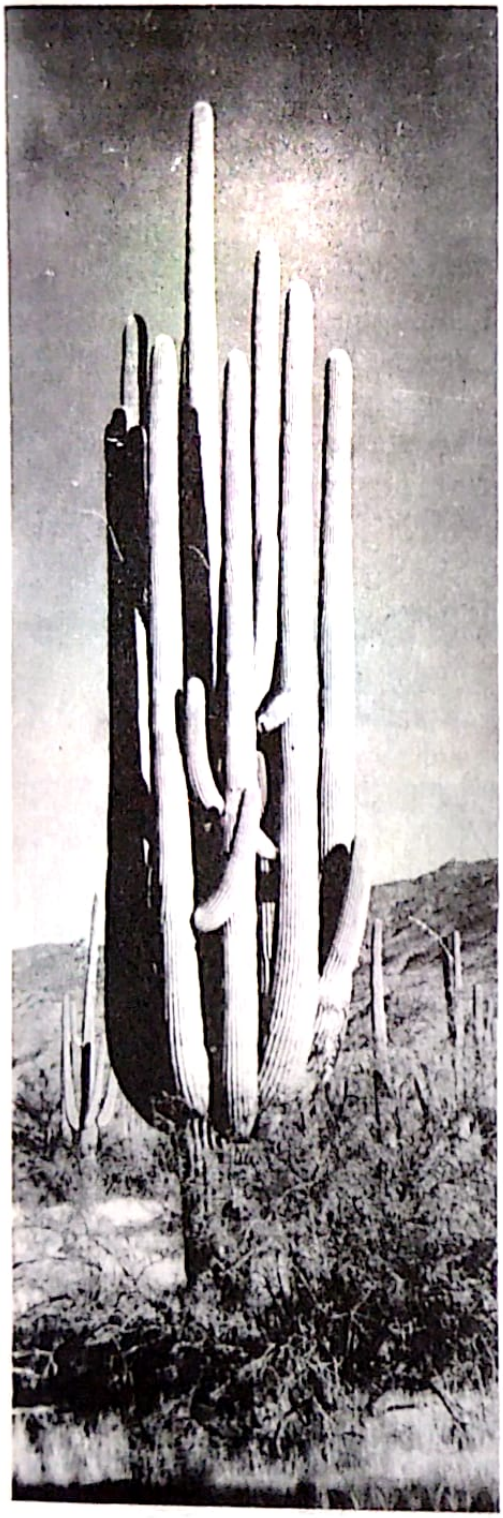


FIG. 8-45. Cactos gigante (*Saguaro* sp.). (*Fotografía U.S.D.I., National Park Service.*)

Tallos aéreos de forma extraña. Los tallos aéreos pueden ser extraordinariamente largos, como en las plantas cuyos tallos son trepadores o rastreros. Los *tallos trepadores* o *enredaderas* se apoyan generalmente sobre algún soporte o están sujetos a él y trepan frecuentemente por medio de diferentes dispositivos. Los del tipo *errante* se apoyan simplemente sobre las partes altas de otras plantas, frecuentemente sobre arbustos y hierbas de crecimiento rápido. Muchos de estos tallos presentan excrecencias epidérmicas en forma de aguijones o espinas que les permite sujetarse a sus soportes. Algunos rosales, eglantinas y dulcamaras son errantes. Los *trepadores mediante raíces*, como la hydrangea trepadora (fig. 6-19), la hiedra inglesa y el zumaque venenoso, trepan mediante raíces adventicias que surgen a lo largo del lado del tallo que se halla en contacto con el soporte. Los *trepadores mediante zarcillos* desarrollan zarcillos, que en ocasiones son hojas especializadas o partes de hojas, y a veces tallos especializados, como en la vid y en *Ampelopsis* (figs. 8-41, 8-42). Los zarcillos de *Ampelopsis* están provistos de discos adhesivos. En el caso de los *volubles* es todo el tallo el que se enrosca alrededor del soporte. Pueden encontrarse ejemplos de esta clase en la ipomea, judías trepadoras, y en la falsa dulcamara.

Tallos rastreros o postrados. Se arrastran por la superficie del suelo y se enraízan en los nudos. La epigea, el licopodio y la «baya de perdiz» (*Mitchella repens*) poseen esta clase de tallos. Los del fresal, denominados *corredores*, se

Escaneado con CamScanner

enraízan finalmente cerca de los ápices, forman yemas y originan nuevas plantas. Los tallos, como los de la frambuesa negra, grosellero, uva espín y la zarzamora se doblan hacia el suelo, echan raíces y originan un brote vigoroso que se independiza constituyendo una nueva planta al morir el tallo madre o al ser cortado. Los tallos de este tipo, así como también algunos tallos rastreros que regularmente enraízan por los nudos, se denominan a veces *estolones*. Los *vástagos* son ramas más cortas que irradian hacia fuera sobre el suelo en todas las direcciones a partir de un tallo principal y forman ramilletes de hojas cerca de sus extremos. Este tipo se encuentra en algunos lirios y en la siempreviva mayor.

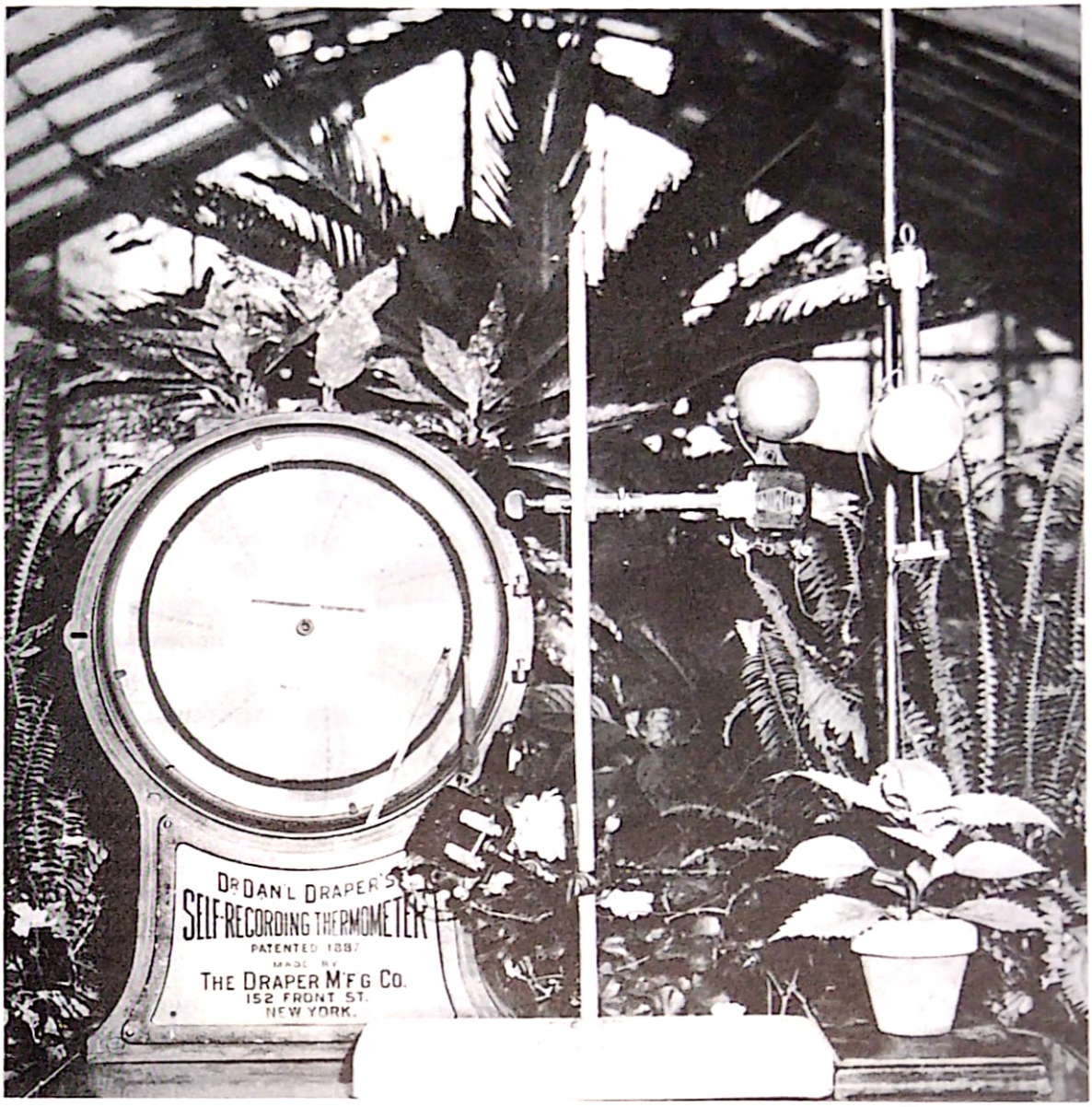
Otros tipos de tallos aéreos poco frecuentes comprenden a los tallos cortos que se encuentran en las plantas denominadas acaules, como el diente de león y el llantén común, y los *bulbillos aéreos*, semejantes a pequeños bulbos subterráneos, y que se forman en las axilas de la tigridia y en los brotes florales de las cebollas. Es evidente que tanto los tallos aéreos como los subterráneos pueden ser *órganos de reproducción vegetativa*.

En ciertas ocasiones los tallos pueden ser los principales órganos fotosintéticos de la planta. En algunos casos, representados por plantas como el espárrago y el rusco (fig. 8-43), estos tallos asemejan hojas, por lo que se denominan *filocladios*. A veces son gruesos y carnosos como los cactos (fig. 8-45) y muchas otras xerófilas. Estos tallos gruesos y carnosos constituyen frecuentemente órganos de almacenamiento de alimento y agua.

Finalmente, los tallos, como las hojas, pueden transformase en *espinas*, que pueden ser indivisas como en el árbol americano *Toxylon pomiferum* y el manzano espinoso o ramificadas como en la locusta de miel y en el espino cerval (fig. 8-44).

Escaneado con CamScanner

Escaneado con CamScanner



Planta de *Coleus* registrando automáticamente su crecimiento.

9. Crecimiento y movimientos

Es casi imposible definir el crecimiento con precisión. Fundamentalmente constituye uno de los atributos del protoplasma vivo, siendo la suma de todas aquellas actividades protoplasmáticas mediante las cuales un organismo vivo pasa de una forma menos madura a un estado de madurez más avanzada. Puede tener lugar únicamente cuando existe un metabolismo constructivo que culmina en la asimilación o formación de substancia viva a partir de substancias no vivas. El crecimiento implica generalmente un aumento de masa y de volumen.

Escaneado con CamScanner

revelado por el aumento de peso y tamaño; pero no todo aumento de tamaño y peso es debido necesariamente al crecimiento. Una semilla, por ejemplo, puede hincharse mediante la absorción de agua hasta alcanzar un tamaño varias veces mayor que el original sin que haya tenido lugar ninguna clase de crecimiento, y, asimismo, al formarse una semilla en la planta puede aumentar considerablemente su tamaño debido a la acumulación de alimentos, sin que ello constituya ningún género de crecimiento.

El crecimiento es algo más que un mero aumento de tamaño y peso, ya que implica una serie de cambios progresivos de forma, denominándose ***desarrollo*** a este aspecto del crecimiento. Se manifiesta cuando un primordio foliar indiferenciado se desarrolla dando lugar a una hoja o cuando un huevo unicelular fecundado da lugar a un embrión pluricelular. En ambos casos tiene lugar un crecimiento activo. Además, el cambio de forma es irreversible, o sea que el órgano diferenciado a consecuencia del crecimiento no puede pasar de nuevo a la forma indiferenciada a partir de la cual se originó. Por tanto, el crecimiento puede considerarse como un aumento de masa y volumen, acompañado de un cambio irreversible en la forma y estructura, resultando todo ello de las actividades del protoplasma. Por consiguiente, el verdadero crecimiento está restringido a los seres vivos.

En el organismo muy joven, el metabolismo constructivo es más intenso que el destructivo y el crecimiento es relativamente rápido. Al ir creciendo el organismo, la intensidad del metabolismo destructivo se aproxima a la del constructivo y cuando las dos se equilibran existe todavía crecimiento aun cuando no existan ya variaciones de tamaño. En este estado, el crecimiento se manifiesta mediante la regeneración y conservación de los tejidos. Cuando el metabolismo destructivo sobrepasa al constructivo, el organismo va aproximándose gradualmente a la vejez y a la muerte. En las plantas anuales todo este ciclo se cumple dentro de una sola estación.

Para evaluar el crecimiento se mide generalmente el aumento en tamaño y peso. Este aumento de tamaño y de peso se realiza incluso en casos como cuando las patatas echan brotes, o grillos, en los sótanos o en la germinación de las semillas en la oscuridad. Puesto que en estos casos todo el tubérculo de la patata o toda la semilla pierden peso debido a la respiración y a la transpiración, los órganos que crecen aumentan en tamaño y peso a expensas de las reservas alimenticias almacenadas. En el crecimiento de las plantas verdes a la luz el incremento de tamaño y de peso se realiza a expensas de la absorción de materiales del exterior y de la síntesis de nuevas substancias dentro de la planta.

El crecimiento de los órganos de las plantas superiores no sólo implica el aumento de tamaño de las células ya presentes, sino también la formación de nuevas células. La formación de nuevas células mediante la división de las ya existentes, su aumento subsiguiente de tamaño y su transformación hasta

Escaneado con CamScanner

alcanzar su forma permanente, constituyen el principal medio de crecimiento de cualquier órgano pluricelular. Efectivamente, toda la planta se desarrolla a partir de una sola célula, el huevo fecundado, el cual, mediante repetidas divisiones, da lugar a la planta adulta.

FASES DEL CRECIMIENTO

En el crecimiento de una célula, de un órgano o de todo un organismo, pueden distinguirse varias fases o estadios, a saber, una fase de formación, una fase de aumento de tamaño y una fase de diferenciación.

Fase formativa del crecimiento. Las células que se encuentran en la fase de formación son generalmente células parenquimáticas de membranas delgadas con citoplasma denso y vacuolas pequeñas. El núcleo ocupa un espacio relativamente grande de la célula. Estas células se encuentran frecuentemente en estado de división activa. La división celular, considerada ya en el capítulo 6, constituye una parte importante del crecimiento de las plantas superiores.

Regiones formativas o meristemos. En muchos vegetales inferiores en los que no existe o está muy limitada la diferenciación de los tejidos, la división celular puede presentarse irregularmente en todo el vegetal. A consecuencia de ello, estos vegetales carecen de órganos comparables a las raíces, tallos y hojas de las plantas superiores. En todos los vegetales pluricelulares en los que se encuentran tejidos especializados, la formación de nuevas células por división está localizada en regiones bien definidas denominadas ***regiones formativas*** o ***meristemos.*** En capítulos anteriores se llamó ya la atención acerca de las regiones meristemáticas. Debería insistirse aquí en que todos los tejidos permanentes de las plantas derivan de uno u otro de estos meristemos. Por consiguiente, todos los tejidos de una planta pueden clasificarse en meristemáticos o permanentes. En general, los meristemos vegetales son aquellas regiones en las que se realiza la división celular. Por consiguiente, son las regiones formativas donde se inicia el crecimiento de un órgano pluricelular y a partir del cual se originan, directa o indirectamente, todos los tejidos de la planta.

Según su posición, los meristemos pueden clasificarse en ***apicales, laterales*** e ***intercalares.*** Los ***meristemos apicales*** (fig. 9-1) son los que se encuentran en los ápices de las raíces y de los tallos, donde se denominan comúnmente ***puntos de crecimiento.*** De ellos depende el crecimiento en longitud de los órganos en que se hallan situados. En muchos vegetales vasculares inferiores, como los helechos, el meristemo apical está constituido por una sola célula, denominada la ***célula apical.*** En las plantas con semillas el meristemo apical está constituido por un grupo de células. Los ***meristemos laterales*** son los que se hallan situados a lo largo de los lados del tallo o de la raíz. Los principales meristemos laterales son el cambium vascular y el cambium suberoso.

Escaneado con CamScanner

o felógeno. Los meristemos laterales se dividen principalmente según un solo plano, lo que hace que los tallos y raíces aumenten en diámetro. Se encuentran principalmente en las dicotiledóneas y en las gimnospermas. Los ***meristemos intercalares*** son partes de los meristemos apicales que quedan separadas del ápice por tejidos permanentes al ir avanzando el meristemo terminal. Se encuentran generalmente en las bases de los entrenudos de los tallos de muchas monocotiledóneas (fig. 8-1, *B*) y en *Equisetum*. En muchas plantas se encuentran asimismo en las bases de las hojas. Como los meristemos apicales, determinan también el aumento en longitud del órgano en que se encuentran situados. A diferencia de muchos meristemos, desaparecen finalmente, transformándose completamente en tejidos permanentes.

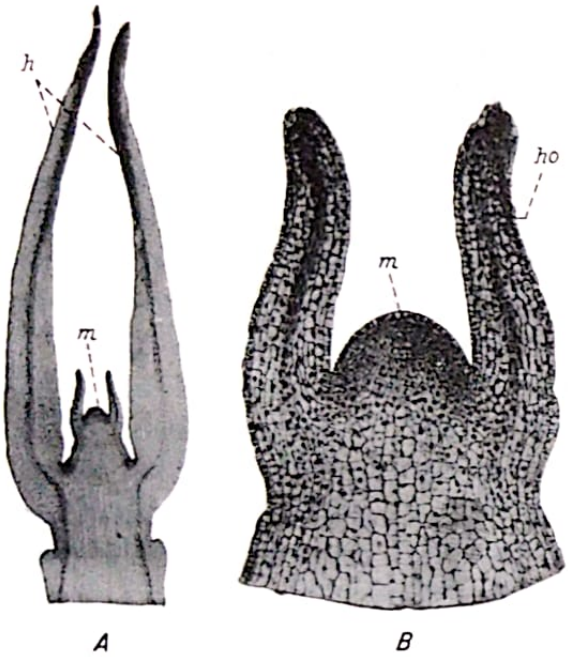


FIG. 9-1. Microfotografías de secciones longitudinales del vértice vegetativo de *Coleus*, en las que se observa la región meristemática apical del tallo. *B*, parte terminal de *A*, aumentada; *h*, hojas parcialmente desarrolladas plegadas sobre el meristemo apical, *m*; *ho*, hoja muy joven.

Los meristemos pueden clasificarse también en ***primarios*** y ***secundarios.*** Los ***meristemos primarios*** son aquellos que persisten desde que se forman en el embrión o joven planta incluida en la semilla. Los principales meristemos primarios son los meristemos apicales de los tallos y raíces y el cambium fascicular de las dicotiledóneas y gimnospermas. Los meristemos intercalares de los tallos de las monocotiledóneas son también meristemos primarios. Los meristemos que derivan de tejidos permanentes se denominan ***meristemos secundarios.*** Los meristemos secundarios más comunes son el cambium interfascicular y el cambium suberoso o felógeno. Ambos se originan a partir de células adultas, el cambium interfascicular a partir de células parenquimáticas situadas entre los haces vasculares primarios originarios y el cambium suberoso a partir de la epidermis, del córtex, del floema o del periciclo. Otros meristemos secundarios pueden aparecer en cualquier parte de la planta como resultado de heridas o por otras causas. Toda célula parenquimática es potencialmente capaz de convertirse en meristemo secundario. A partir de estos meristemos se originan muchos crecimientos anormales como agallas y tumores. Estas estructuras se inician corrientemente por la acción de substancias de crecimiento que se estudiarán más adelante, y son debidas frecuentemente a daños causados por los insectos o por bacterias u hongos parásitos.

Escaneado con CamScanner

Los meristemos primarios de las plantas con semillas y particularmente los meristemos apicales, se originan en el embrión dentro de la semilla. En muchas semillas todo el embrión se encuentra en estado de meristemo. En otras, los meristemos apicales han dado ya origen al ápice del tallito rudimentario y al ápice del rudimento de raíz del embrión. Estos meristemos apicales, así como los principales meristemos laterales, persisten durante toda la vida de la planta, determinando el crecimiento en longitud y diámetro de los tallos y de las raíces. Los meristemos que originan las hojas (primordios foliares) y los meristemos intercalares de los tallos de las monocotiledóneas y de otros pocos tipos de plantas, tienen una duración limitada. Tan pronto como se han formado los órganos a los que dan lugar, estos meristemos se transforman por completo en tejidos permanentes y, por consiguiente, dejan de existir.

Aumento de tamaño. Cuando una célula se divide, las dos células hijas juntas son al principio tan grandes como la célula madre. Antes de que el crecimiento pueda actuar efectivamente, las células hijas deben crecer. Por consiguiente el crecimiento comprende no sólo la división celular, sino también el aumento de tamaño de las células. En la mayoría de las regiones meristemáticas del vegetal, por lo menos una de las células hijas conserva su condición meristemática y sigue dividiéndose, debiéndose a ello la persistencia de estas regiones meristemáticas. La otra célula hija originada puede dividirse también varias veces, pero finalmente las células resultantes de estas divisiones se convierten en células permanentes de una forma determinada. En las regiones donde se verifica el alargamiento es la célula hija más próxima al ápice la que sigue siendo meristemática, y el alargamiento de la otra célula hija determina el desplazamiento hacia delante del ápice. En la división de las células cambiales, una de las células hijas sigue siendo cambium, mientras que la otra, bien directamente o después de una o varias divisiones, da lugar a células permanentes.

El aumento de tamaño de las células que sigue a la división puede tener lugar en todas direcciones o, principalmente, en una sola dirección. La mayoría de las células de tejidos como son la medula y el córtex, y las células parenquimáticas adultas de otros tejidos, crecen aproximadamente por igual en todas direcciones, mientras que en las fibras, traqueidas, tubos cribosos y vasos, el alargamiento tiene lugar exclusivamente según el eje longitudinal de la célula. El aspecto y forma final de todas las células de los tejidos permanentes están determinados por el tipo de crecimiento de las células hijas originarias resultantes de la división.

El mismo aumento de tamaño depende de la síntesis de nuevas substancias dentro del protoplasma y de la absorción de materiales de las células adyacentes o del exterior. El primero de estos fenómenos se denomina a veces ***crecimiento por acreción.*** Los nuevos materiales sintetizados están constituidos con frecuencia por coloides hidrófilos y substancias osmóticamente activas. Estas

Escaneado con CamScanner

substancias determinan la absorción de agua por parte de la célula, lo que hace que ésta se estire. La expansión de la célula resultante de esta absorción se denomina ***crecimiento por distensión.*** Al expansionarse la célula, la membrana celular se engruesa por adición de nuevos materiales, principalmente celulosa, elaborados por el protoplasma. Al crecer las células, las vacuolas aumentan de tamaño y muchas de ellas se fusionan hasta que, finalmente, se forma una gran vacuola central, ocupando el citoplasma una posición periférica en la célula.

Diferenciación. Al crecer las células adquieren gradualmente su forma y aspecto permanentes. Esta fase final del crecimiento se denomina generalmente ***diferenciación,*** ya que al avanzar la misma las células quedan completamente diferenciadas. Mientras que en el estado de meristemo todas las células son iguales, su aspecto, forma y funciones son muy distintos cuando están completamente diferenciadas. El volumen de la célula puede aumentar hasta un centenar y aun un millar de veces. Al alcanzar la madurez las células pueden continuar viviendo o morir. Pueden permanecer meristemáticas o convertirse en esclerénquima, colénquima, vasos leñosos o tubos cribosos, altamente diferenciados. Durante la fase de diferenciación del crecimiento se constituyen todas las diferentes clases de células y tejidos que han sido descritos en los capítulos sobre la hoja, la raíz y el tallo.

FACTORES QUE AFECTAN AL CRECIMIENTO

La intensidad con que crecen una planta o un órgano vegetal determinados, así como la forma que finalmente adquieren, están determinadas por la acción conjunta de una multitud de factores complejos internos y externos. Los factores internos son las condiciones existentes dentro de la planta, mientras que los externos son condiciones del ambiente en que vive la planta. Según el botánico alemán Klebs, podemos considerar a una yema vegetal como un conjunto de posibilidades o potencialidades, y aquello a lo que dé lugar dependerá de los factores que actúen sobre ella. De todos estos factores los externos o ambientales son más fáciles de someter a control y, por consiguiente, han sido estudiados con mayor amplitud. En las páginas que siguen sólo puede darse una ligera idea del modo de actuación de algunos de dichos factores.

FACTORES INTERNOS

Entre los factores internos que afectan al crecimiento puede mencionarse la ***herencia,*** la presencia de ***substancias reguladoras del crecimiento,*** comprendiendo a las ***hormonas***, ***vitaminas*** y otras substancias fisiológica-

Escaneado con CamScanner

mente activas que actúan en cantidades muy pequeñas, el ***equilibrio nutritivo*** general de la planta y la ***correlación entre las partes del vegetal.***

Herencia. La herencia o patrimonio hereditario de la planta es lo que le da sus potencialidades para desarrollarse de una manera determinada. Todo vegetal posee un grupo de factores hereditarios capaces de influir sobre el desarrollo de determinados caracteres, a condición de que se den las condiciones favorables para la manifestación de los mismos. Así, por ejemplo, si la variedad Pekín de la soja se somete a la acción de la luz de la que se ha eliminado el extremo azul-violado del espectro, las plantas se hacen volubles (fig. 9-11, *B*). Por el contrario, el dondiego de noche, aunque crezca extraordinariamente alto, no se hace voluble bajo las mismas condiciones. La diferencia entre ambas especies en su respuesta a la condición ambiental es debida a que la soja posee un factor hereditario para la volubilidad, mientras que el dondiego no. No obstante, la soja no es voluble cuando está sometida a la luz ordinaria. Esto demuestra la importancia de los factores ambientales en la manifestación de los caracteres hereditarios. Sin embargo, muchas de las características hereditarias de las plantas son tan constantes que no se alteran a pesar de que actúen variaciones extremas de los factores ambientales. Una semilla de alubia que germina, por ejemplo, no puede dar lugar a una planta de guisante o a ninguna otra clase de planta independientemente de los factores ambientales que se hagan actuar sobre ella. Por este motivo las especies permanecen casi constantes bajo todas las condiciones. La mayor parte de los rasgos estructurales y de otros característicos de las especies están determinados por factores hereditarios que generalmente no pueden cambiarse si no es mediante el cultivo. Por consiguiente, la herencia es uno de los factores más importantes entre los que influyen sobre el crecimiento y el desarrollo de la planta.

Equilibrio nutritivo. Las proporciones relativas de los alimentos — hidratos de carbono, grasas y proteínas — que se encuentran en la planta intervienen probablemente en gran medida en el tipo de crecimiento que la planta realiza. Una «ración equilibrada» puede ser tan necesaria para la planta como lo es para el animal. Puesto que las plantas verdes sintetizan ellas mismas todos estos alimentos, el equilibrio nutritivo está condicionado por el suministro de sales inorgánicas disponibles por la planta, así como por los factores que influyen sobre la fotosíntesis. La importancia de un equilibrio adecuado en el vegetal entre los hidratos de carbono y los compuestos nitrogenados ha sido objeto de la mayor atención por parte de los investigadores. Así se ha comprobado que cuando se suministra a los tomates un exceso de nitrato y una abundancia de agua en condiciones ordinarias de luz, es probable que resulten excesivamente vegetativos y estériles. En este caso existe relativamente demasiado nitrógeno soluble en proporción a la cantidad de hidratos de carbono presentes para que se produzca la floración y la fructificación. Por el contrario, si se priva de nitrógeno a las plantas sin que se impida la realización de la foto-

Escaneado con CamScanner

síntesis, es decir, manteniendo a las plantas bien iluminadas, los hidratos de carbono pueden acumularse en grandes cantidades porque no se emplean en la síntesis de las proteínas o de otras substancias nitrogenadas, y las plantas quedan bajas y vigorosas, presentan escaso desarrollo vegetativo y son estériles. También presentan escaso desarrollo vegetativo y son estériles, al propio tiempo que bajas y débiles, cuando se les suministra abundante nitrógeno en ausencia de luz suficiente para la fotosíntesis activa, en cuyo caso los hidratos de carbono se encuentran en cantidad demasiado escasa para permitir la síntesis de compuestos orgánicos más superiores, necesarios para el crecimiento.

Entre ambos extremos existe una condición de equilibrio entre la cantidad de hidratos de carbono y la cantidad de compuestos nitrogenados en la planta bajo la cual ésta presenta un adecuado desarrollo vegetativo y fructifica. Evidentemente, esta condición, que es la más favorable desde el punto de vista del cultivador, se da cuando las plantas permanecen bien iluminadas y disponen de una cantidad moderada de compuestos nitrogenados solubles.

La misma correlación entre un equilibrio adecuado entre hidratos de carbono y compuestos nitrogenados por una parte y el crecimiento y la fructificación por otra, se ha comprobado para otras plantas. Pueden intervenir también en el crecimiento otras relaciones entre los alimentos y otros compuestos que se encuentran en la planta, pero es muy poco lo que sobre ellos se conoce.

Substancias del crecimiento. *Hormonas.* Las ***hormonas*** son substancias que, aunque producidas por el organismo en cantidades extremadamente pequeñas, son capaces de causar profundos efectos fisiológicos. En el organismo animal se las denomina a veces «mensajeros químicos», ya que son producidas en un órgano y transportadas por la corriente circulatoria hasta otro órgano, sobre el cual producen sus efectos. Ejemplos bien conocidos de hormonas animales son la tiroxina, epinefrina e insulina, ninguna de las cuales ha sido hallada en los vegetales. Se ha comprobado que las hormonas vegetales o ***fitohormonas*** desempeñan un papel importante en el metabolismo y en el crecimiento de las plantas, influyendo sobre el crecimiento de la raíz y del tallo, el alargamiento de las células, la producción de flores, el movimiento de los órganos, el predominio de ciertas partes del vegetal sobre otras y la manifestación de muchos crecimientos anormales, como son las agallas y los tumores. Además de las verdaderas hormonas se conocen muchas otras substancias que producen efectos similares sobre las plantas, como son, entre otras muchas, múltiples compuestos sintéticos como el ácido indolbutírico, el ácido α-naftalenacético, la acetamida α-naftalénica y muchas otras. El calificativo general de ***substancias reguladoras del crecimiento,*** o simplemente, ***substancias del crecimiento,*** puede aplicarse a todas estas substancias, así como también a las hormonas vegetales y vitaminas.

Muy importantes entre las substancias del crecimiento de las plantas son las ***auxinas,*** que se consideran esenciales para el crecimiento normal en lon-

Escaneado con CamScanner

gitud y por ser fisiológicamente activas en otros procesos. Se han encontrado en los ápices en crecimiento de los tallos, en el polen, en las semillas, en las hojas y en otros órganos de la planta. Se encuentran principalmente en los meristemos apicales y en los cambiums, pero en cantidades tan pequeñas, que no pueden emplearse para su estudio los métodos químicos corrientes.

Uno de los métodos primeramente empleados para la determinación de las auxinas es el denominado test de la *avena,* en el cual se emplan jóvenes plantulas de avena *(Avena sativa).* En la plántula muy joven de la avena, el brote en crecimiento está rodeado por una vaina denominada el coleóptilo. Si se corta 1 ó 2 mm del extremo del coleóptilo, éste no se alarga ya con intensidad normal. Colocando de nuevo en su lugar la parte cortada se restablece la intensidad normal de alargamiento. Si la punta seccionada se coloca únicamente sobre un lado de la superficie cortada del coleóptilo, el lado sobre el que se ha colocado crece más rápidamente que el opuesto, motivando la curvatura del coleóptilo hacia el lado opuesto a aquel sobre el que se había colocado la punta. Ello indica que algo producido en la punta es transportado hacia abajo al coleóptilo, afectando su crecimiento. Si los ápices de estos coleóptilos se seccionan y la superficie cortada se coloca durante algún tiempo sobre un gel de agar, parte de la substancia determinante del crecimiento (auxina) se difunde en el agar desde las puntas. Si ahora se corta un pequeño cubo de agar y se coloca sobre uno de los lados de la superficie cortada de un coleóptilo cuyo ápice había sido cortado, se produce una curvatura del coleóptilo en sentido opuesto del lado sobre el cual se aplicó el bloque de agar, indicando que la auxina se ha difundido desde el agar hacia el lado del coleóptilo sobre el cual se aplicó, determinando un crecimiento más rápido de este lado y provocando la curvatura del coleóptilo.

De modo semejante, si los ápices en crecimiento de otras plantas se colocan de esta manera sobre el agar, las auxinas se difundirán en éste y cubos delgados de este agar provocarán la curvatura de los coleóptilos decapitados. Se ha observado que, dentro de ciertos límites, el grado de curvatura del coleóptilo es proporcional a la cantidad de auxina presente en el cubo de agar. Midiendo el grado de curvatura, es posible determinar la cantidad de auxina presente en el agar. Este método proporciona un medio para determinar cuantitativamente la cantidad de auxina que se difunde desde las partes vegetales. En la práctica, es necesario controlar la temperatura y estandardizar en otros aspectos el método de operación. Puesto que los coleóptilos se incurvan hacia la luz, es necesario mantenerlos en la obscuridad durante el experimento. Se ha calculado que una parte de la auxina que se encuentra naturalmente en el ápice de un tallo diluida en 110 millones de partes iguales de agua produce una incurvación de 10° en un coleóptilo de avena.

Las auxinas pueden extraerse también de los tejidos vegetales mediante cloroformo o éter. En los extractos acuosos obtenidos a temperaturas ordinarias,

Escaneado con CamScanner

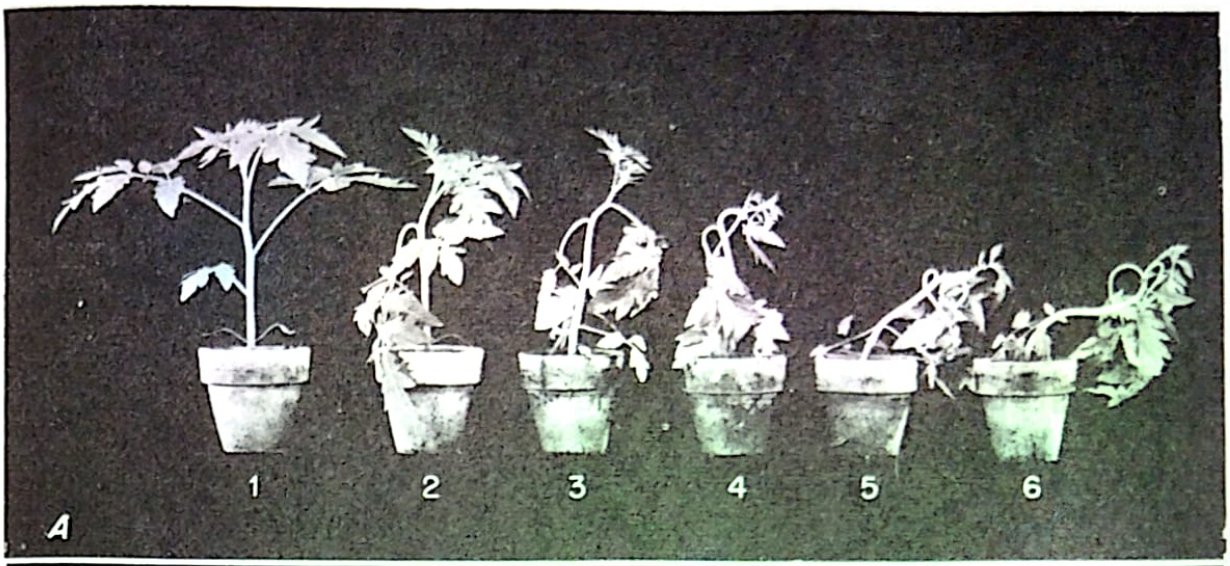
las auxinas son inactivadas rápidamente por enzimas oxidantes. Una de las auxinas, denominada heteroauxina, es el ácido indolacético. Puesto que éste puede obtenerse químicamente puro, la actividad de la auxina puede compararse cuantitativamente con la del ácido indolacético puro.

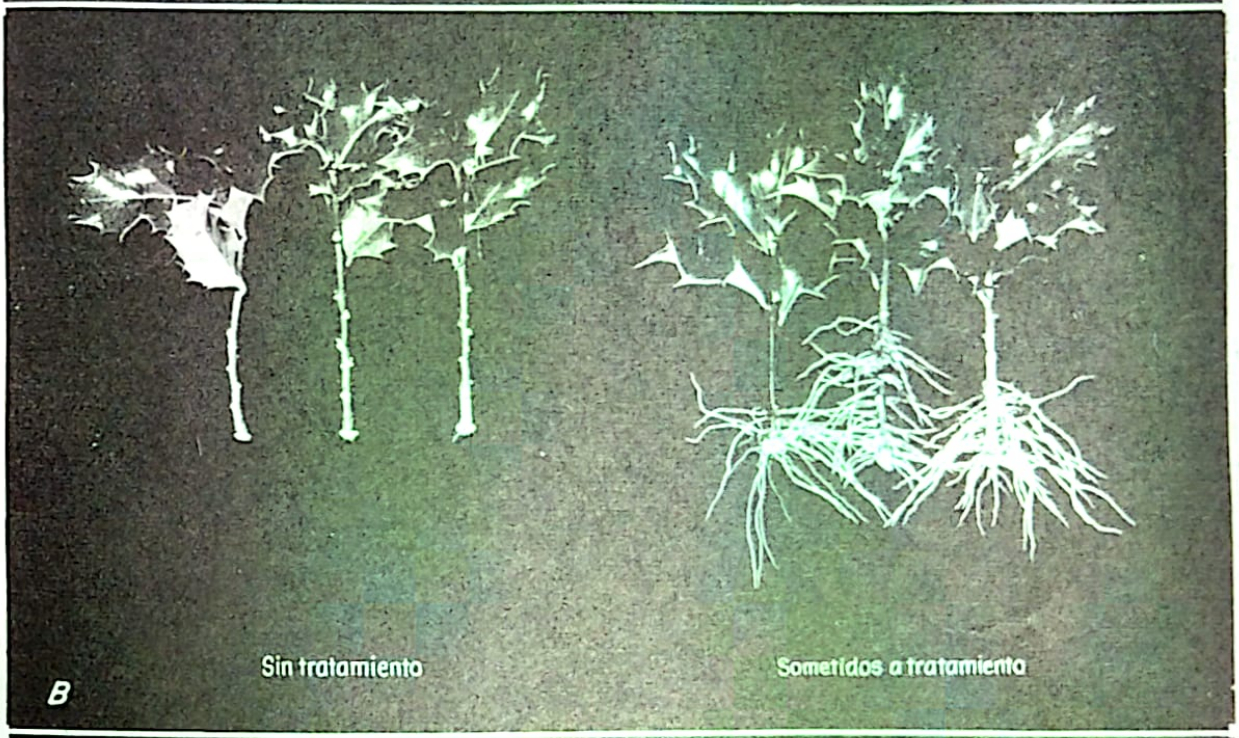
El efecto regulador ejercido por las auxinas sobre el crecimiento vegetal se considera determinado principalmente por su acción sobre el agrandamiento celular. Durante muchos años se han realizado experiencias que indican la existencia de hormonas que influyen sobre el crecimiento, provocando la división celular. Cierto número de investigadores han comprobado que extractos de nuez de coco, malta, levaduras, germen de trigo y de otras partes vegetales ejercen marcada influencia sobre el crecimiento de embriones extirpados y sobre otros tejidos vegetales. El término de ***cininas*** (derivado de «citocinesis», que significa «división celular») podría aplicarse a las substancias que en general promueven la división celular. Una de estas substancias, la ***cinetina,*** se ha obtenido cristalizada a partir del ácido desoxirribonucleico obtenido del esperma del arenque. La cinetina provoca la división celular en las plantas a concentraciones tan bajas como una parte por millar de millón.

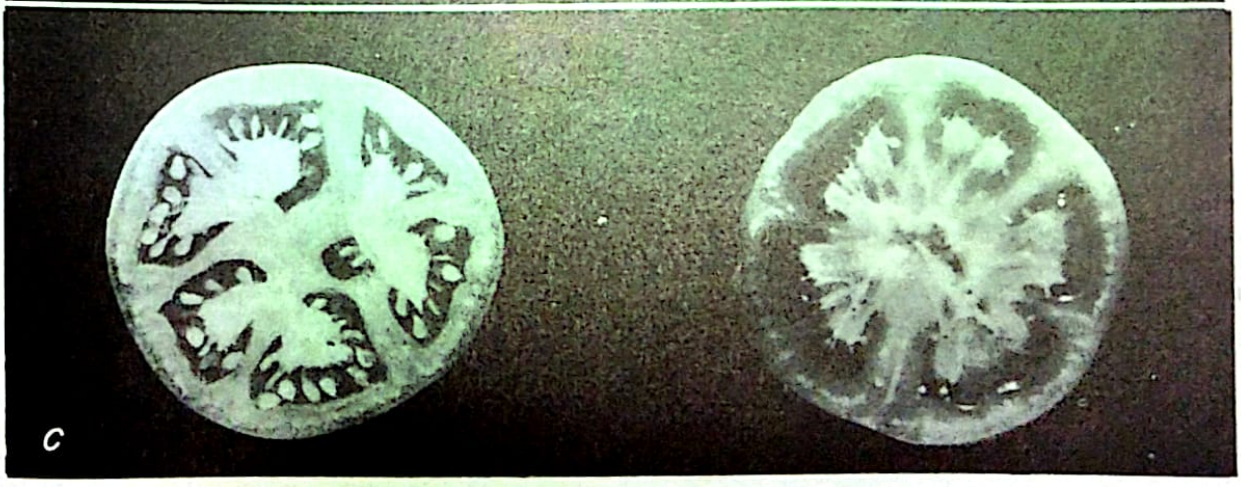
Se considera que las substancias del crecimiento (figs. 9-2, 9-3) actúan no sólo sobre el alargamiento del tallo, sino también sobre la abscisión de las hojas y frutos, en el predominio de las yemas apicales, en el desarrollo de los frutos, en la formación de las raíces sobre los tallos y en los tropismos, según se indicará más adelante. Se cree también que son agentes efectivos en la producción de crecimientos anormales como son las agallas producidas por insectos y tumores producidos por hongos y bacterias. Estos crecimientos anómalos se han producido experimentalmente inyectando substancias del crecimiento en tejidos vegetales. Los nódulos de las raíces de las leguminosas se creen producidos asimismo por tales substancias. El empleo de las substancias del crecimiento para el desarrollo de las raíces en los esquejes constituye una práctica conocida. Frecuentemente esquejes de maderas duras que no enraízan rápidamente pueden hacerlo si se tratán con substancias del crecimiento. Se emplean también en la práctica para impedir la caída prematura de los frutos, como las man-

FIG. 9-2. Efectos de las substancias del crecimiento. *A*, inclinación de los tallos y hojas del tomate debida al tratamiento de un lado del tallo con ácido α-aceticonaftalénico en lanolina; 1, tratamiento exclusivo con lanolina; 2-6, tratamiento con 0,05, 0,1, 1,0, 5,0 y 10,0 mg de ácido α-aceticonaftalénico por grado de lanolina, respectivamente; adviértase la epinastia (doblamiento hacia abajo) de las hojas; *B*, acebo inglés *(Ilex aquifolium),* con raíces inducidas por el tratamiento con ácido indolbutírico; a la *izquierda,* testigos no tratados sin raíces; *C*, frutos de tomate «Bonny Best»; a la *izquierda,* testigo no tratado, mostrando el desarrollo de semillas a consecuencia de la polinización; a la *derecha,* fruto partenocárpico (sin semillas) desarrollado después de que la inflorescencia fue tratada con ácido *o*-clorofenoxipropiónico, a la concentración de 50 mg por litro. *(Fotografías cortesía de P. W. Zimmerman, Boyce Thompson Institute for Plant Research, Inc., Yonkers, N. Y.)*

Escaneado con CamScanner







Escaneado con CamScanner

zanas. En los frutos rociados en el momento oportuno con substancias del crecimiento sintéticas, se retrasa el desarrollo de la capa de abscisión. Mediante el empleo de substancias del crecimiento se ha logrado aumentar la fructificación del tomate y la producción de frutos sin semillas en cierto número de plantas.

La substancia del crecimiento denominada ***ácido giberélico*** y otras giberelinas extraídas del hongo *Gibberella fujikuroi* han sido utilizadas extensamente en estudios experimentales. El ácido giberélico, aplicado en cantidades muy pequeñas al suelo o en cultivos en solución, o bien rociado sobre las hojas y tallos de ciertas plantas, produce un incremento excesivo en la altura (fig. 9-4). En muchas gramíneas, como el trigo y el maíz, determina también el aumento en longitud de las hojas. La longitud de los entrenudos de variedades enanas del guisante se han logrado incrementar en un 200 a 400 por ciento. En algunos casos aumentan también tanto el peso en fresco como el peso en seco. Sin embargo, no produce ningún efecto sobre el crecimiento de las raíces. A pesar de los resultados sensacionales que han sido dados a conocer, hasta ahora no se ha realizado ninguna aplicación práctica útil para la agricultura.

FIG. 9-3. Efecto de las substancias del crecimiento sobre la calabaza de verano de cuello curvado. *A*, fruto partenocárpico (sin semillas) obtenido por aplicación del ácido indolbutírico al estilo de una flor no polinizada; *B*, fruto normal resultante de la polinización; *C*, sección del fruto representado en *A*; *D*, sección del fruto representado en *B*. Obsérvese la presencia de semillas en *D* y la ausencia de las mismas en *C*. *(Fotografías cortesía de Felix G. Gustafson, University of Michigan, Ann Arbor, Mich.)*

Escaneado con CamScanner

Algunas de las substancias del crecimiento, debido en parte a su concentración, pueden inhibir el crecimiento. Así, la auxina producida en las yemas terminales se supone que se desplaza hacia abajo a lo largo del tallo por el floema y el parénquima hacia las yemas laterales, impidiendo su desarrollo. Si se corta la yema terminal, las yemas laterales comienzan generalmente a crecer. Sin embargo, si se coloca sobre la superficie cortada un trozo de agar a través del cual se ha dejado difundir a la auxina, las yemas laterales no se desarrollan para dar lugar a ramas, lo que indica que la auxina se ha difundido hacia abajo, impidiendo el desarrollo de estas yemas laterales. Queda todavía por demostrar si el efecto inhibidor se debe a la propia auxina, a alguna substancia asociada con ella o a alguna otra causa. Se ha indicado que la auxina inhibe el crecimiento de la raíz en concentraciones que estimulan el crecimiento del tallo.

FIG. 9-4. Efectos del tratamiento con ácido giberélico sobre el crisantemo. Planta testigo no tratada a la izquierda; la planta de la derecha fue rociada a intervalos desde la cuarta a la séptima semana de días cortos con ácido giberélico a la concentración de 100 partes por mil. *(Fotografía cortesía de Henry M. Cathey y N. W. Stuart, U.S.D.A., Agricultural Research Service, Beltsville, Md.)*

Uno de los inhibidores del crecimiento mejor conocidos es la ***hidracida málica.*** En concentraciones adecuadas esta substancia presenta la interesante propiedad de frenar el crecimiento sin resultar perjudicial para la planta. Debido a su capacidad para prolongar el letargo de las plantas perennes, se han realizado intentos para emplear la hidracida málica con objeto de retardar el crecimiento de las yemas de los árboles frutales en primavera, retrasando así su eclosión con objeto de protegerlas de los efectos perjudiciales de las heladas tardías. Tales intentos no han resultado muy favorables con los árboles frutales, pero la reanudación del desarrollo de las plantas durmientes de frambuesa ha logrado retrasarse durante varias semanas. La hidracida málica constituye un herbicida muy útil contra algunas plantas como *Agropyron repens*, la cebolla salvaje y el ajo.

El ***2,4-D*** (ácido 2,4-diclorofenoxiacético) es una substancia del crecimiento muy utilizada como herbicida (fig. 9-5). Su acción selectiva sobre diferentes especies de plantas permite su empleo para matar a las malas hierbas de los

Escaneado con CamScanner

céspedes sin destruir la hierba. Se ha empleado asimismo en los campos y en diferentes plantaciones (fig. 9-6). El compuesto ***2,4,5-T*** (ácido 2,4,5-triclorofenoxiacético) se emplea principalmente para destruir especies leñosas indeseables como el zumaque venenoso.

El exacto mecanismo de acción de las substancias del crecimiento varía probablemente según las diferentes clases. Existen centenares de substancias químicas diferentes, muchas de ellas no emparentadas, que parecen promover el crecimiento. Hay indicios de que algunas de ellas afectan a la respiración, activan a los enzimas y ejercen otras actividades fisiológicas. Para el normal crecimiento de una planta debe existir un adecuado suministro de alimentos, es decir, hidratos de carbono, grasas y proteínas, que constituyen los materiales constructivos que deben emplearse en cantidades relativamente grandes. Cabe pensar que las substancias del desarrollo, que se encuentran en cantidades muy pequeñas, regulen la utilización de estos materiales de construcción y quizás afecten su efectiva incorporación a la estructura del organismo vegetal.

FIG. 9-5. Acción del 2,4-D sobre las malas hierbas. *Izquierda*, avena rociada con 2,4-D para observar la acción de esta substancia sobre la mostaza salvaje; *derecha*, área no rociada. Tres días después de la aspersión se observan todavía algunas pocas flores de mostaza en el área rociada. Estas plantas murieron más tarde. (*Fotografía cortesía de G. F. Johnson, de G. H. Berggren y J. O. Dutt, Chemical Weed Control, Penn. State Univ., Agr. Ext. Serv. Circ. 356, 1950.*)

Escaneado con CamScanner

Vitaminas. Las ***vitaminas*** constituyen un grupo de substancias orgánicas que ejercen importantes efectos sobre el crecimiento y la salud de los animales. Puesto que se vio que eran componentes esenciales de la dieta de los animales a pesar de hallarse presentes en muy pequeñas cantidades, se llamaron al prin-

FIG. 9-6. Lucha contra las malas hierbas en las plantaciones de verduras. Uno de los métodos de aplicación de herbicidas. *(Fotografía por R. S. Beese, cortesía de C. J. Noll, Pennsylvania Agricultural Experiment Station, University Park, Pa.)*

cipio «alimentos accesorios». Dada su obtención por los animales en sus alimentos, se creyó que eran substancias exógenas opuestas a las hormonas que son endógenas, es decir, producidas por los propios organismos. Tal distinción no es aplicable a los vegetales, puesto que muchas plantas verdes son capaces aparentemente de sintetizar vitaminas en sus tejidos, por lo que a veces es difícil distinguir en la planta entre vitaminas y hormonas.

Willaman definió a las vitaminas como «una clase de substancias necesarias para el metabolismo normal de ciertos organismos vivos pero que no contribuyen a los factores minerales, nitrogenados o energéticos de la nutrición de estos organismos». Por no contribución a los factores energéticos de la nutrición, entendía sin duda Willaman que las vitaminas no son oxidadas por el organismo para obtener la energía en ellas contenida, como ocurre con los alimen-

Escaneado con CamScanner

tos. Algunas de ellas, como la tiamina, el ácido nicotínico y la riboflavina, toman parte indiscutiblemente en los cambios de energía que se realizan en el metabolismo oxidativo, es decir, en la respiración. Aunque intervengan en la nutrición o metabolismo de los organismos, las vitaminas, igual que las hormonas, actúan en cantidades muy pequeñas y pueden considerarse como substancias del crecimiento. No son alimentos. A diferencia de los enzimas, las vitaminas son consumidas por el organismo. Muchas de ellas son compuestos químicos definidos que han sido sintetizadas artificialmente.

Desde hace tiempo se sabe que los vegetales son la principal fuente de las vitaminas necesarias para los animales. Son también esenciales para la vida de las plantas. Entre las vitaminas importantes sintetizadas por los vegetales, y que probablemente intervienen en el metabolismo y en el crecimiento de los propios vegetales, se encuentran las siguientes: *vitamina* A, vitamina liposoluble derivada de un caroteno, esencial para el crecimiento normal y para la visión de los animales; B_1, o *tiamina*, vitamina hidrosoluble antineurítica o antiberiberi; B_2, o *riboflavina*, vitamina hidrosoluble necesaria para el crecimiento; *ácido nicotínico*, *piridoxina*, o B_6, y *ácido pantoténico*, todas ellas miembros del grupo de vitaminas hidrosolubles B y que son vitaminas antipelagra del hombre, de los ratones y de las gallinas, respectivamente; *biotina*, *inositol* y *ácido p-aminobenzoico*, pertenecientes asimismo al grupo de vitaminas B; *vitamina* C o *ácido ascórbico*, vitamina antiescorbútica hidrosoluble; *vitamina* D_2, o *calciferol*, vitamina antirraquítica liposoluble; *vitamina* E o *α-tocoferol*, vitamina liposoluble antiestéril; *vitamina* K, antihemorrágica liposoluble, y *vitamina* P, derivado flavónico que afecta a la permeabilidad.

Los efectos de la deficiencia de vitaminas en los animales se estudian eliminándolas de la dieta. En el caso de muchas plantas autotróficas este método no es aplicable, puesto que estas plantas sintetizan sus propios alimentos y generalmente pueden sintetizar también todas las vitaminas que necesitan. No obstante, algunos hongos son incapaces de sintetizar determinadas vitaminas. Las raíces y ciertos tejidos de las plantas superiores pueden depender de otros órganos del propio vegetal para sus necesidades vitamínicas. Debido a ello muchos de nuestros conocimientos acerca de la importancia de las vitaminas para los vegetales proceden de estudios realizados con hongos, con embriones o puntas de raíz aislados, o con cultivos de tejidos de plantas superiores en medios sintéticos.

Mediante cultivos de puntas de raíz aisladas en medios sintéticos ha podido demostrarse que la vitamina B_1, o tiamina, es esencial para el crecimiento de las raíces *in vitro*. Así, cuando se corta un pequeño trozo de la punta de la raíz de una planta de guisante y se coloca en un medio adecuado que contenga las substancias inorgánicas necesarias y azúcar, crecerá durante cierto tiempo con relativa rapidez. Si ahora este extremo de raíz se saca y se lleva a una solución nutritiva constituida por substancias inorgánicas y azúcar, crecerá muy poco.

Escaneado con CamScanner

y una nueva transferencia a otro medio de cultivo análogo traerá como consecuencia el cese total del crecimiento. Sin embargo, si se añade una pequeña cantidad de vitamina B_1 a la solución nutritiva, la raíz amputada seguirá creciendo con rapidez. Evidentemente, el extremo de raíz contenía al principio suficiente cantidad de vitamina B_1, procedente de las partes aéreas del vegetal, para proseguir su crecimiento, pero cuando se consumió dicha cantidad de vitamina, se detuvo el crecimiento que sólo pudo continuar después de la adición de nueva vitamina B_1 al medio nutritivo. Ello indica que el extremo de raíz es incapaz de sintetizar la vitamina B_1, dependiendo para ello de las partes aéreas del vegetal.

El examen de las puntas de raíz que han dejado de crecer por falta de vitamina B_1 revela que ha cesado en ellas la división celular, lo que indica que la división en las puntas de las raíces depende del suministro de vitamina B_1. Otras muchas raíces responden del mismo modo a la vitamina B_1, pero las raíces difieren en lo tocante a la cantidad de vitamina que reciben mientras forman parte de la planta. La mayoría de las plantas disponen de una cantidad suficiente de vitamina B_1, y por consiguiente el suministro de cantidades adicionales de dicha vitamina a las raíces de las plantas en crecimiento carece con frecuencia de efecto. Algunas raíces no sólo necesitan tiamina para su normal crecimiento, sino también ácido nicotínico y piridoxina. Aparentemente hay una diversidad de necesidades de vitaminas por parte de las raíces de diferentes clases de plantas.

También se han llevado a cabo cultivos de embriones extirpados de las semillas, a los que se priva de los cotiledones y del endospermo. Varios investigadores han señalado la necesidad de vitaminas como la tiamina, biotina y ácido ascórbico por parte de embriones de diferentes plantas cultivados de este modo. Estudios de este tipo, así como también de otros cultivos de tejidos de plantas superiores, han revelado la importancia de las vitaminas para tales plantas.

Algunos de los primeros trabajos sobre la relación de las vitaminas con los vegetales se llevaron a cabo con hongos, especialmente con levaduras. Los estudios con hongos han resultado particularmente ilustrativos. Algunos hongos son capaces aparentemente de sintetizar todas las vitaminas que precisan para su crecimiento normal. Sin embargo, otros sufren limitaciones en este sentido y no crecen a menos de que se les proporcionen ciertas vitaminas en su medio de cultivo. Así, *Phycomyces blakesleeanus*, un moho ordinario, no puede sintetizar tiamina y no crece si no se le suministra esta vitamina en su medio de cultivo. Químicamente la molécula de tiamina está constituida por dos substancias más simples: tiazol y pirimidina. *Phycomyces* puede crecer si se le suministran estas dos substancias pero no en el caso de que sólo disponga de una de ellas. Otros hongos pueden sintetizar tiamina si disponen sólo de tiazol, mientras que otros pueden hacerlo si sólo disponen de pirimidina. Otras vitaminas

Escaneado con CamScanner

necesarias para algunos hongos son la biotina, el ácido pantoténico, el ácido nicotínico, la piridoxina y el inositol. Existen al parecer grandes diferencias entre los hongos en lo que se refiere a sus necesidades vitamínicas.

Algunos hongos han resultado útiles para los bioensayos con vitaminas, es decir, para determinar la cantidad de ciertas vitaminas presente en alimentos o tejidos vegetales. Tales hongos presentan deficiencias completas para una vitamina determinada, y el crecimiento que pueden realizar en un tiempo determinado es proporcional a la cantidad de la clase particular de vitamina de que disponen. Midiendo el crecimiento realizado por tales hongos en un medio de cultivo al que se ha añadido una cantidad determinada de alimentos o tejidos, cuyo contenido vitamínico se desea conocer, puede determinarse la cantidad de vitamina presente en los mismos. Determinadas razas de levaduras pueden utilizarse para la determinación de la piridoxina. *Phycomyces blakesleeanus* puede emplearse de modo análogo para los ensayos relativos a la vitamina B_1.

Las funciones de muchas de las vitaminas en los vegetales no han sido todavía determinadas. La vitamina B_1 y posiblemente otros miembros del grupo de las vitaminas B están relacionadas con procesos enzimáticos vitales relacionados con la respiración. Algunas de ellas se ha comprobado que son coenzimas. Frecuentemente son muy específicas en su acción y a veces intervienen en cantidades extraordinariamente pequeñas. La tiamina, por ejemplo, se ha comprobado en algunos casos que es activa a disoluciones de una parte en 40 billones. Se ha comprobado que un gramo de biotina disuelto en 25 millones de galones de agua (equivalentes a 94 635 000 litros) basta para las necesidades normales del crecimiento de la levadura y de ciertas bacterias. Las condiciones exactas en que se sintetizan en la planta se desconocen, aunque se ha comprobado que determinados factores ambientales como son la luz y el suministro de substancias inorgánicas afectan el contenido de ciertas vitaminas en las plantas.

Correlación entre las partes del vegetal. Desde hace mucho tiempo se sabe que la extirpación de una parte del vegetal puede afectar al crecimiento de las demás partes. Si se cortan, por ejemplo, las partes terminales de los tallos, queda estimulado el crecimiento de las yemas laterales que normalmente permanecerían durmientes. Por esta razón es posible alterar radicalmente el aspecto y la forma de una planta mediante la poda. Una relación semejante existe entre el desarrollo de los brotes vegetativos y las flores. Así, si se arrancan las yemas florales del tomate a medida que aparecen, la planta prosigue con renovado ímpetu su crecimiento vegetativo. Por el contrario, si se deja que los frutos se desarrollen, se frena el crecimiento vegetativo. En muchas plantas anuales el cese del crecimiento vegetativo está correlacionado con el desarrollo de las flores y los frutos.

No sólo queda afectado el crecimiento de un órgano por la remoción de otros, sino que a veces también lo está su forma y estructura. Así, los zarcillos

Escaneado con CamScanner

de las hojas del guisante se convierten en ocasiones en folíolos anchos si se extirpan los verdaderos folíolos antes de que la hoja haya ultimado su completo desarrollo. De manera semejante, las esporofilas (hojas portadoras de esporas) altamente modificadas de algunos helechos, se transforman en hojas vegetativas si las hojas ordinarias se cortan antes de que las esporofilas se hayan desarrollado por completo. Y muchos otros son los ejemplos que podrían aducirse sobre el particular.

Las modificaciones sobre los órganos que persisten motivadas por la remoción de otros órganos indica que, en el normal desarrollo de la planta, estos órganos deben influenciarse mutuamente de manera recíproca. El desarrollo del brote vegetativo afecta al de las raíces; el de éstas afecta a su vez al del brote vegetativo; el desarrollo de las flores afecta al del brote vegetativo, etc. Algunos de estos efectos se han atribuido a la influencia de las hormonas pero, en general, es poco lo que se sabe acerca de cómo tienen lugar. Indudablemente la competición entre los diferentes órganos en lo que al suministro de alimento se refiere desempeña su papel.

Periodicidad del crecimiento. El gran período. La actuación de los factores internos se manifiesta claramente en el transcurso del crecimiento de un vegetal, así como también en el de cualquiera de sus partes, desde la forma indiferenciada hasta el estado adulto. El crecimiento de una célula, de un órgano o de toda una planta no se realiza con intensidad uniforme aun en el caso de que lo sean las condiciones bajo las cuales crece. El crecimiento se

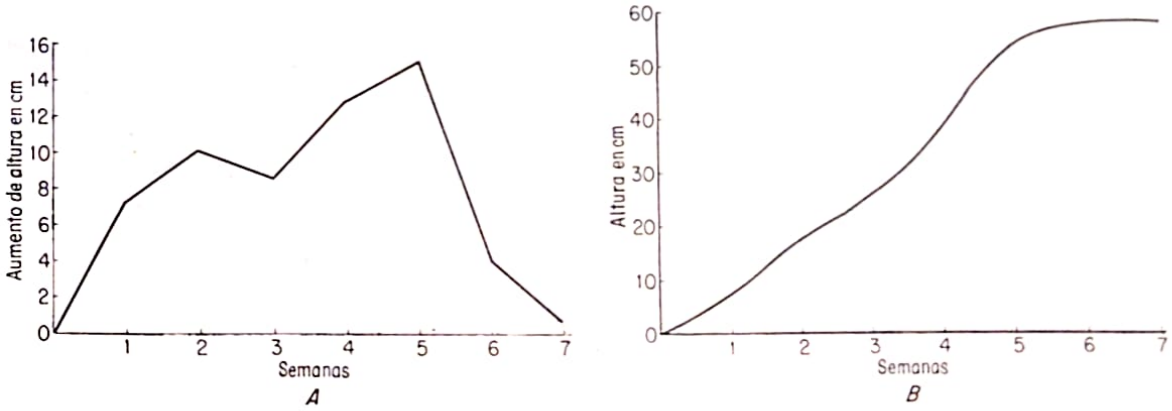


FIG. 9-7. Curva representativa del crecimiento de la soja «Mandarín». *A*, aumento de altura en relación con el tiempo, mostrando una curva típica de «gran período de crecimiento». El descenso de la curva durante la tercera semana representa aproximadamente el momento en que las plántulas han agotado ya el alimento almacenado en las semillas y se han convertido en plantas independientes. El descenso durante la sexta semana está correlacionada con la iniciación de la producción de flores. *B*, la curva típica en forma de S obtenida al relacionar la altura alcanzada por las mismas plantas con el tiempo. *(Dibujado por Florence Brown a partir de datos de H. W. Popp, Effect of Light Intensity on Growth of Soybeans and Its Relation to the Autocatalyst Theory of Growth, Botan. Gaz., 82, 306-319, 1926.)*

Escaneado con CamScanner

inicia con intensidad débil, va aumentando gradualmente hasta alcanzar un máximo y después decrece hasta que por último finaliza. Ello puede observarse fácilmente midiendo, a intervalos regulares, el tamaño de un órgano o de una planta que crecen desde el comienzo de su crecimiento hasta alcanzar la madurez y expresando el crecimiento en función del tiempo. Al hacer esto se obtiene una curva característica semejante a la de la figura 9-7, *A*. Si el tamaño efectivo del órgano o planta considerados se expresan en función del tiempo, se obtiene una curva en forma de S, según se observa en la figura 9-7, *B*. Estas curvas se obtienen independientemente de cual sea la medida de tamaño empleada. Variaciones súbitas de la temperatura o de otras condiciones ambientales pueden motivar irregularidades en la curva, pero si se representa todo el período completo de crecimiento, la forma general de la curva seguirá siendo la misma. El período total de crecimiento de un órgano o de una planta se denomina el ***gran período de crecimiento***, y a la primera de las curvas anteriormente indicadas se le da el nombre de curva del gran período.

Determinadas condiciones externas pueden acortar o prolongar el gran período o modificar el tamaño final de la planta, pero ejercen escaso o nulo efecto sobre el transcurso del crecimiento según ha sido indicado. Este hecho ha motivado muchas especulaciones acerca de los factores internos que lo condicionan. Muchos de los factores internos que han sido ya mencionados, así como algunos otros, han sido aducidos por algunos investigadores, para explicarlo, pero hasta ahora ninguna de las explicaciones propuestas ha merecido la aceptación general. El comienzo de la floración, según se indicó en un apartado precedente, se ha demostrado que está correlacionado con la disminución y detención final del crecimiento vegetativo. Probablemente desempeñen también algún papel otras correlaciones entre las partes vegetales y las relaciones alimenticias generales.

En las plantas perennes los períodos de crecimiento activo van seguidos de períodos de reposo. En ellas cada período activo de crecimiento sigue el curso de un gran período. La periodicidad de las plantas perennes es más pronunciada en las especies templadas y árticas, pero se observa también en muchas especies tropicales. El desarrollo de las flores y frutos y de otros órganos de la planta es también periódico en las plantas perennes. Aunque la periodicidad puede venir afectada por factores externos, está probablemente regulada en gran parte por factores internos.

FACTORES EXTERNOS

Generalidades

Los efectos que los factores externos o ambientales ejercen sobre el crecimiento han sido estudiados de manera más completa debido a que la actuación de muchos de estos factores puede regularse más fácilmente y sus efectos pue-

Escaneado con CamScanner

den apreciarse asimismo con mayor facilidad. No obstante, en última instancia, la actuación de los factores externos no puede separarse de la de los internos. Cualquier alteración del crecimiento debida a la acción de un factor externo determinado puede explicarse únicamente por el cambio que provoca en las condiciones internas de la planta. Dicho de otro modo, el mecanismo de acción de los factores externos radica en la influencia que dichos factores ejercen sobre el mecanismo interno de la planta. De esta manera los factores externos pueden afectar no sólo la intensidad del crecimiento y el tamaño final de una planta o de un órgano, sino también su forma general. Los cambios en la estructura general y en la forma se denominan efectos formativos. Muchos factores externos ejercen un efecto formativo sobre la planta. Es oportuno insistir en que el crecimiento efectivo de la planta resulta de la actuación conjunta de todos los factores, tanto internos como externos. Por consiguiente, no siempre resulta posible separar la influencia de un factor aislado de la ejercida por los demás.

Entre los factores externos que influyen sobre el crecimiento, los más estudiados han sido la ***radiación,*** la ***temperatura*** y la ***humedad.*** El suministro de ***oxígeno,*** de ***sales inorgánicas*** y de ***anhídrido carbónico*** no son menos importantes, y a ellos nos hemos referido ya en capítulos anteriores. El suministro de oxígeno influye sobre la respiración de la planta y mediante ella sobre el crecimiento. Ello se estudia en el capítulo 12 y por lo tanto no lo haremos aquí. El anhídrido carbónico afecta a la fotosíntesis, la cual, a su vez, influye sobre toda la síntesis orgánica, que se realiza en la planta y, por tanto, sobre el crecimiento. Se estudió ya en el capítulo 5. El efecto de las sales inorgánicas se consideró brevemente en el capítulo 7. Aunque se sabe positivamente que muchas de estas sales son necesarias para el crecimiento, el modo exacto en que influyen sobre este proceso no ha sido determinado todavía satisfactoriamente. Un examen detallado de sus posibles influencias queda fuera del alcance de una obra como la presente. La ***electricidad,*** la ***gravedad,*** los ***agentes mecánicos,*** los ***daños causados por los insectos y por los hongos,*** y la presencia en el ambiente de ***substancias tóxicas*** y ***estimulantes*** afectan asimismo al crecimiento. A continuación examinaremos principalmente los efectos de la radiación, de la temperatura y de la humedad.

Radiación

Importancia de la radiación. Probablemente ningún otro factor ambiental desempeña en la naturaleza un papel más importante sobre el crecimiento de las plantas superiores que la radiación, y especialmente la radiación visible o luz. Es la fuente esencial de toda la energía almacenada por la planta en la fotosíntesis, de la que dependen directa o indirectamente todas las formas de vida, y sin la cual no sería posible el crecimiento. La luz afecta a la germinación de algunas semillas. Después de que la joven planta ha salido de la semilla, su

Escaneado con CamScanner

futuro está nuevamente influenciado por la naturaleza y cantidad de radiación que recibe. No sólo la intensidad del crecimiento se halla condicionada por la radiación ambiental, sino también el tamaño y la forma, la estructura interna, la composición, la intensidad de los procesos fisiológicos internos, la floración, la fructificación y el desarrollo de las semillas. El movimiento u orientación de las plantas y de los órganos vegetales, así como la distribución de las plantas, están también influenciados por la radiación. En resumen, la radiación es un factor constante e importante para la vida de la planta desde la germinación hasta la madurez. Probablemente ejerce un mayor efecto formativo sobre las plantas que cualquier otro factor.

Variabilidad de la radiación. La fuente universal de la radiación recibida por las plantas en la naturaleza es el sol. Gran parte de la radiación solar es difractada por las partículas de polvo y vapor de agua existentes en la atmósfera. Esta luz solar difusa difiere en calidad e intensidad de la luz solar directa. La radiación combinada del sol y del cielo recibe generalmente el nombre de luz del día. Tanto la calidad como la intensidad de la luz del día varían de hora

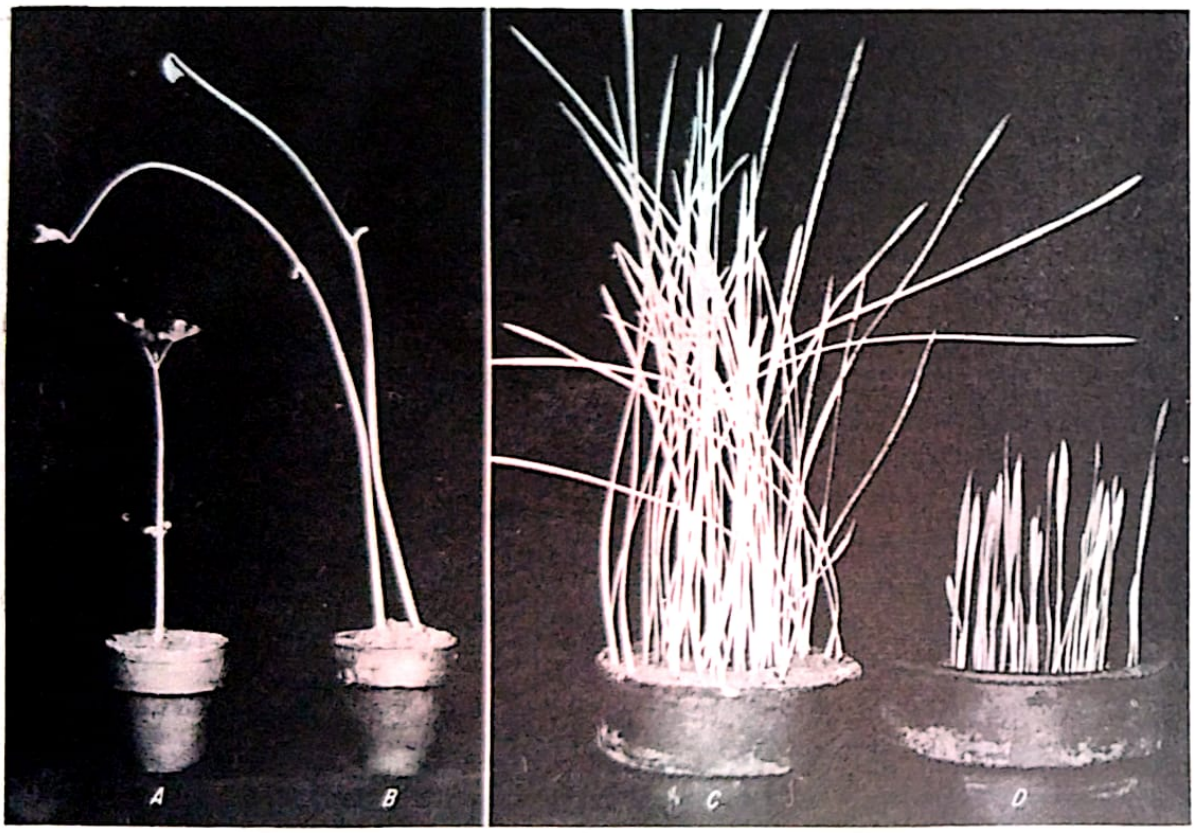


FIG. 9-8. *A*, *B*, efecto de la oscuridad sobre una planta dicotiledónea, la habichuela común *(Phaseolus vulgaris)*; *A*, cultivada bajo una luz débil, difusa; *B*, cultivada en la oscuridad; ambas fueron plantadas al mismo tiempo. *C*, *D*, efecto de la oscuridad sobre una monocotiledónea, el trigo *(Triticum sativum)*; *C*, cultivado en la oscuridad; *D*, cultivado bajo luz difusa débil.

Escaneado con CamScanner

en hora incluso en días perfectamente claros. La intensidad aumenta gradualmente desde la mañana hasta el mediodía y disminuye desde el mediodía hasta la noche. La variación en su composición se manifiesta por el diferente color de la luz solar a primeras horas de la mañana o al atardecer en comparación con la del mediodía. Calidad, intensidad y duración de la luz del día (duración del día) varían también con las estaciones. En días nublados, la calidad y la intensidad pueden variar mucho de minuto en minuto. Estas amplias variaciones dificultan el estudio de los efectos de la radiación sobre el crecimiento de los vegetales. Las fuentes artificiales de luz han sido utilizadas para estudios de fisiología vegetal, pero la radiación de las mismas es también muy variable. Además, no se ha encontrado todavía ninguna fuente artificial que sea capaz de aproximarse a la composición e intensidad de la luz diurna al mediodía en verano

La luz solar está compuesta por radiación infrarroja, visible y ultravioleta. Su espectro se extiende desde alrededor de 5000 mμ en el infrarrojo hasta 291 mμ en el ultravioleta (1 mμ = una millonésima de milímetro). La región de mayor valor energético del espectro solar se encuentra generalmente desde el amarillo al verde. La energía decrece gradualmente hacia el infrarrojo y de manera más bien brusca hacia el ultravioleta. Con objeto de comparar con otros tipos de radiación, se indican en la siguiente tabla los límites aproximados de diferentes regiones del espectro electromagnético:

Ondas de la radio	2 000 000 a 5 000 cm
Ondas eléctricas cortas	5 000 a 0,025 cm
Infrarrojo (calor)	320 000 a 720 mμ
Región visible (luz)	720 a 400 mμ
Luz roja	720 a 626 mμ
Luz anaranjada	626 a 595 mμ
Luz amarilla	595 a 574 mμ
Luz verde	574 a 490 mμ
Luz azul	490 a 435 mμ
Luz violeta	435 a 400 mμ
Ultravioleta	400 a 13,6 mμ
Rayos X	1,32 a 0,007 mμ
Rayos gamma del radio	0,137 a 0,002 mμ
Rayos cósmicos	Menos de 0,002 mμ (?)
Espectro de la luz solar	5 000 a 291 mμ

BIBLIOTECA

Debe tenerse presente que toda fuente de radiación consta únicamente de una región limitada de todo el espectro electromagnético. Además, la distribución de la energía en el espectro de dos fuentes cualesquiera de la misma amplitud puede ser muy diferente. Es precisamente a la amplitud del espectro y a la distribución de la energía a lo que nos referimos cuando hablamos de calidad de la luz. Cada región del espectro puede influir sobre el crecimiento vegetal. En las páginas siguientes se hace referencia a los efectos producidos por la

Escaneado con CamScanner

intensidad, calidad y duración de la radiación, con especial mención de la radiación visible o luz.

Efecto de la oscuridad. Ahilamiento. Mucho antes de que se supiese algo con precisión acerca del efecto de la luz sobre las plantas se había observado ya el desarrollo anormal de los vegetales en la oscuridad. El aspecto general de las plantas que crecen en ausencia completa de luz es bien conocido de todos. En muchas plantas dicotiledóneas la oscuridad determina un alargamiento excesivo de los tallos (fig. 9-8), debido principalmente al excesivo alargamiento de los entrenudos. También los pecíolos son excesivamente largos, mientras que los limbos foliares quedan pequeños e incompletamente desarrollados. Debido a la completa ausencia de clorofila, estas plantas presentan un color pálido o amarillento. Las plantas en roseta, que cuando crecen a la luz presentan tallos extraordinariamente cortos, desarrollan a veces tallos erguidos cuando crecen en la oscuridad (fig. 9-8, *C*, *D*), pero las hojas son generalmente muy estrechas. Las raíces de las plantas que crecen en la oscuridad se desarrollan muy poco. Las plantas que se desarrollan a partir de semillas dejan de florecer en la oscuridad, pero si crecen a partir de yemas en las que los primordios florales están ya desarrollados, pueden producir flores en la oscuridad. En este caso las flores son generalmente mucho más pálidas. Muchas otras anomalías aparecen en órganos especializados.

Los tejidos de las plantas que crecen en la oscuridad son muy blandos, débiles y suculentos. Las células son grandes, de membranas delgadas y están relativamente indiferenciadas. Los tejidos de fortalecimiento alcanzan escaso desarrollo. El mesófilo de las hojas presenta una estructura homogénea suelta con escasa diferenciación de los tejidos en empalizada y vascular. En comparación con las plantas que crecen a la luz, el peso seco de dichas plantas está considerablemente reducido y aumentado el porcentaje de agua. Los azúcares y los compuestos nitrogenados solubles abundan más en las plantas desarrolladas en la oscuridad.

Las plantas que presentan las características indicadas se dice que están ***ahiladas***. La capacidad de las plantas ahiladas para sobrevivir en la oscuridad depende en parte de la cantidad de alimentos almacenados de que dispongan. Las plantas que crecen a partir de raíces de almacenamiento, tubérculos, bulbos o cormos, viven generalmente en la oscuridad durante más tiempo que las plantas desarrolladas a partir de semillas, pero a menos que se les proporcione luz, todas las plantas superiores mueren más pronto o más tarde. La muerte se acelera con temperaturas elevadas debido al rápido consumo de las reservas alimenticias que determina el aumento de la respiración. Es interesante observar también que incluso una cantidad muy pequeña de luz puede afectar profundamente el desarrollo de las plantas ahiladas. Así se ha comprobado que bastan dos minutos de luz al día para que en las plántulas ahiladas de guisantes y habas *(Vicia Faba)* se inicie la expansión del ápice de crecimiento

Escaneado con CamScanner

(plúmula) y se desplieguen las hojitas, lo que no ocurre si se desarrollan completamente en la oscuridad.

La causa del ahilamiento no se conoce todavía por completo aunque parece depender directamente de la actividad de las hormonas del crecimiento. Que no es debida al fallo de la fotosíntesis se demuestra por el hecho de que plantas que crecen a la luz pero sin anhídrido carbónico no sufren el ahilamiento. Un tipo de ahilamiento se produce a veces en plantas que crecen a elevadas temperaturas o en ausencia del extremo azul-violado o en luz muy débil de cualquier clase. La respiración y el catabolismo, en general, parecen realizarse con ritmo más rápido en las plantas ahiladas. Las plantas se alargan rápidamente como si tratasen de alcanzar la luz. Es también interesante advertir que las hojas, que sólo pueden funcionar en presencia de la luz, no se desarrollan bien en la oscuridad. Estos rasgos, aunque de ningún modo casuales, presentan alguna ventaja a las plántulas desarrolladas a partir de semillas situadas a mucha profundidad en el suelo. El ahilamiento producido por la oscuridad se observa también en las gimnospermas, plantas vasculares inferiores, musgos, algas y hongos.

Efectos de la intensidad de la radiación. Los efectos de las intensidades débiles son análogos a los de la oscuridad, produciendo un alargamiento excesivo de los tallos, si bien los ejercidos sobre las hojas y sobre el desarrollo de la clorofila son distintos. Incluso con luz débil, las hojas se despliegan completamente y forman la clorofila en abundancia, pero permanecen delgadas y poco diferenciadas internamente.

Las hojas que crecen bajo una sombra densa poseen un tejido en empalizada suelto, constituido por una sola capa de células y un mesófilo esponjoso muy suelto, lleno de espacios aeríferos. La epidermis está poco cutinizada. Los restantes tejidos de la planta son también débiles y tiernos. Las raíces están pobremente desarrolladas cuando las partes superiores de las plantas están sometidas a una luz débil.

Al aumentar la intensidad de la luz, los tallos se hacen más cortos, existe un mejor desarrollo de las raíces y todos los tejidos se diferencian mejor. La planta adquiere su aspecto ordinario. Las hojas alcanzan un tamaño máximo con intensidades moderadas. La altura total alcanzada por la planta es frecuentemente mayor en una luz de intensidad media (fig. 9-9). Con intensidades muy fuertes las plantas permanecen cortas y rechonchas. Las hojas presentan una menor extensión, pero son mucho más compactas y gruesas. Frecuentemente aparecen dos o más capas de tejido en empalizada y escasos espacios aeríferos, incluso en el mesófilo esponjoso. La luz muy intensa determina una mayor intensidad de transpiración, y todas las estructuras enumeradas tienden a reducir esta pérdida. Los tallos de las plantas que crecen bajo luz muy intensa son mucho más gruesos y tienen muy desarrollados los tejidos de fortalecimiento. Dentro de ciertos límites, cuanto mayor es la intensidad de la luz, mayor es el peso seco

Escaneado con CamScanner

de la planta. Las raíces y los órganos generales de almacenamiento están siempre mejor desarrollados y la floración y fructificación se producen al máximo bajo una luz fuerte. En luz muy débil, tanto uno como otro proceso dejan a veces de producirse. La relación entre las raíces y las partes superiores de las plantas aumenta generalmente al aumentar la iluminación. La mayor robustez de las plantas que crecen en plena luz del sol es debida probablemente en parte al incremento de la fotosíntesis que tiene lugar en estas condiciones. Las plantas umbrícolas contienen frecuentemente menos hidratos de carbono y más compuestos nitrogenados en comparación con las plantas expuestas a la luz solar.

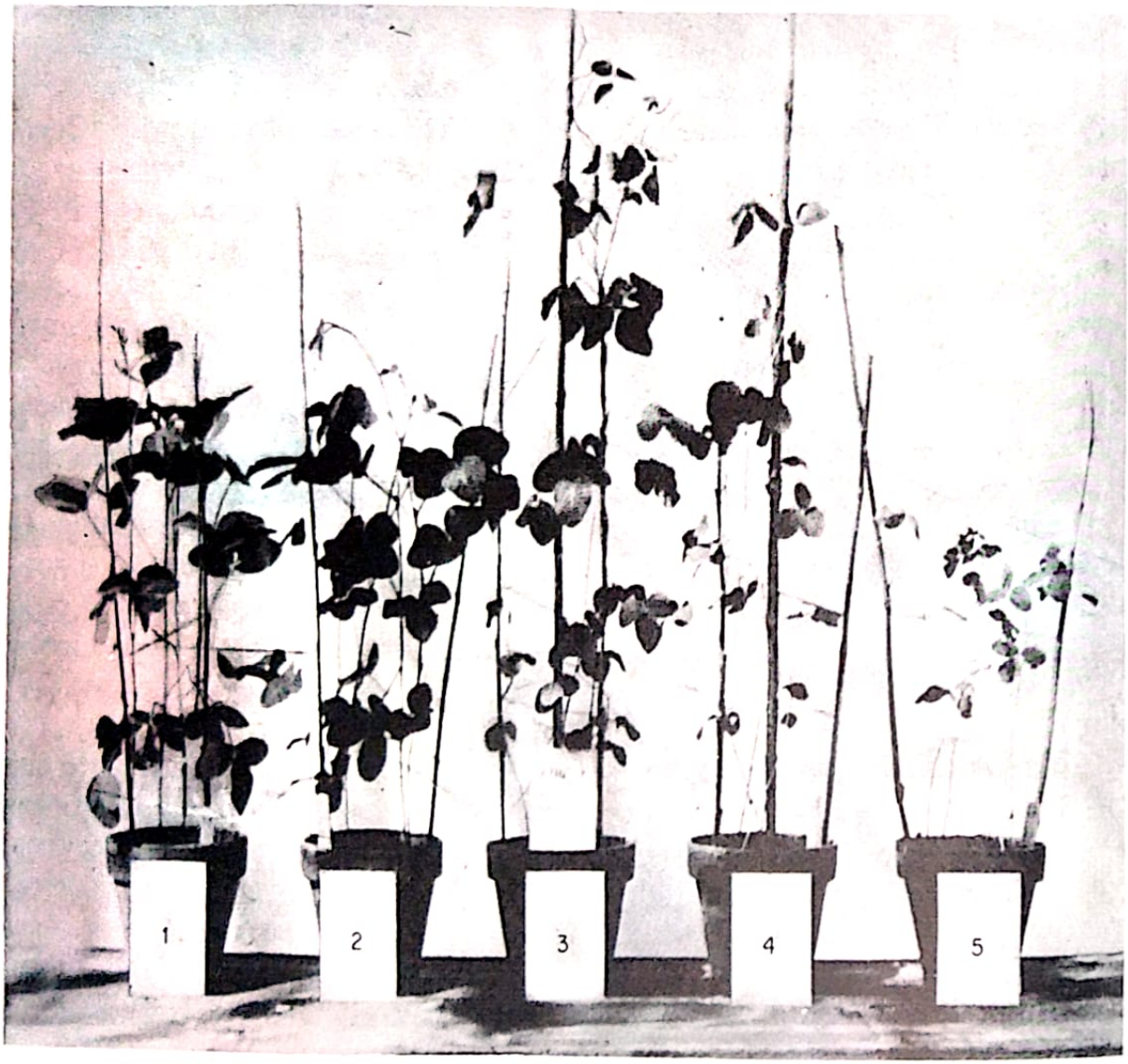


FIG. 9-9. Efecto de la intensidad de la luz sobre la soja «Ito-San»; plantas de seis semanas; porcentaje aproximado de intensidad de la luz solar plena recibida por cada planta: 1) 66 por ciento; 2) 23 por ciento; 3) 8,6 por ciento; 4) 6 por ciento; 5) 3,8 por ciento. Adviértase cómo la máxima altura alcanzada lo fue por las plantas sometidas a una intensidad mediana 3). *(De H. W. Popp, Effect of Light Intensity on Growth of Soybeans and Its Relation to the Autocatalyst Theory of Growth, Botan. Gaz.. 82 306-319, 1926.)*

Escaneado con CamScanner

El efecto inhibidor de la luz sobre el alargamiento del tallo explica la circunstancia de que la mayoría de las plantas crezcan más rápidamente por la noche que durante el día.

No todas las plantas responden de la misma manera a la intensidad de la luz. Algunas necesitan más luz que otras. Algunas especies, como el girasol, sólo crecen mejor a plena luz del sol. Otras pueden vivir en intensidades tan pequeñas como es una centésima de la plena luz solar. Únicamente las plantas que presentan exigencias de luz relativamente bajas pueden desarrollarse normalmente en medio de una densa oscuridad. En parte por este motivo, son limitadas las especies que viven bajo el dosel de las selvas densas. De manera semejante, la intensidad de la luz es uno de los factores que determinan la sucesión de diferentes asociaciones de plantas dentro de un área determinada. Cuando se tala un bosque de hayas, arces y abetos del Canadá y el área ocupada se deja sin plantar, no es reemplazada inmediatamente por otro bosque del mismo tipo, resultando invadida por una nueva asociación vegetal. La mayoría de las plantas que la integran son capaces de vivir a plena luz del sol. Esta nueva asociación puede ser reemplazada por otras varias antes de que el área, después de muchos años, sea repoblada de nuevo por el bosque original de hayas, arces y abetos del Canadá. No obstante, esta última asociación es capaz de conservarse a sí misma indefinidamente si no se la quema o tala, en parte porque las plántulas de estas especies pueden desarrollarse a la sombra de los árboles adultos. Una asociación de este tipo, capaz de conservarse a sí misma, constituye lo que se denomina una ***asociación clímax.*** Debe indicarse que, además de la luz, son otros muchos los factores que determinan la sucesión y la conservación de las asociaciones clímax.

Efectos de la cualidad de la radiación. Los efectos de las diferentes regiones del espectro han sido estudiados mediante el cultivo de plantas rodeadas por pantallas de cristal que permiten el paso de regiones limitadas del espectro. En todos los estudios de esta clase es importante que las intensidades sean las mismas para los diferentes tipos de radiaciones; de otro modo sería imposible separar los efectos de la cualidad de los de la intensidad. Mediante estudios de este tipo se ha comprobado que las plantas que crecen bajo la influencia de la región rojo-anaranjada del espectro se ahilan incluso con intensidades elevadas, a pesar de que adquieren color verde. Las que se hallan sometidas al extremo azul-violado del espectro se asemejan más a las que crecen bajo la luz solar completa. Resultados más sorprendentes han sido los obtenidos cuando las plantas crecen bajo la luz del día de la que se ha eliminado el extremo azul-violado del espectro por debajo de 529 mμ. Muchas plantas desarrolladas a partir de la semilla en estas condiciones se alargan más rápidamente durante las primeras dos o tres semanas, en comparación con las que crecen bajo el espectro completo de la luz del día. Algunas plantas, como la soja, los tomates, el dondiego de noche y el coleus, alcanzan una mayor altura final en ausencia de la radiación azul-violada, mientras que en otras, como el girasol, el trigo sarraceno,

Escaneado con CamScanner

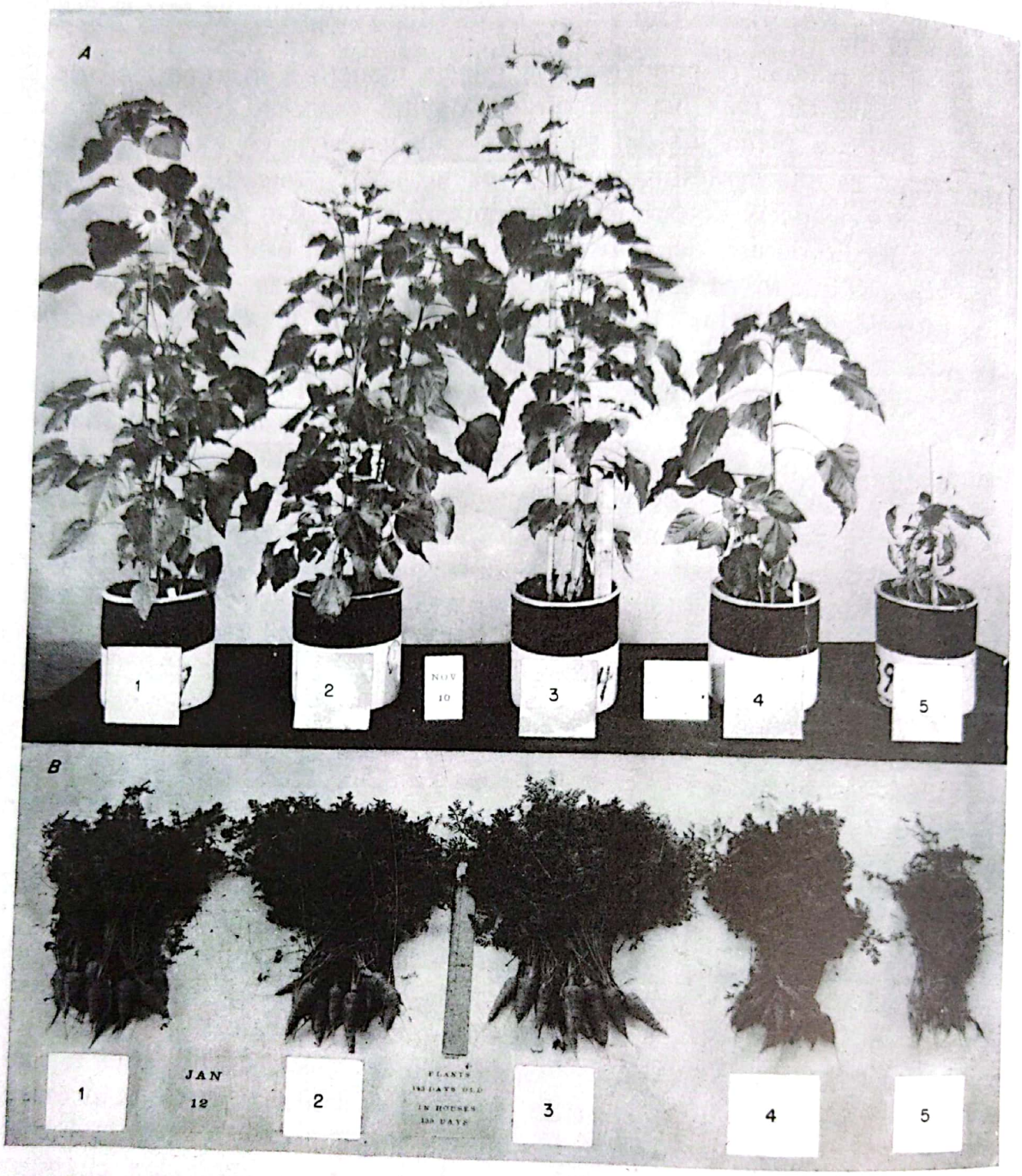


FIG. 9-10. Efectos de la cualidad de la radiación sobre el crecimiento vegetal. *A*, plantas de girasol de 80 días; *B*, zanahorias, de 143 días; 1) cultivadas en un invernadero corriente que deja pasar hasta 312 mμ; 2) cultivadas bajo una campana de cristal claro que deja pasar hasta 296 mμ; 3) cultivadas bajo una campana amarillo claro que elimina prácticamente toda la radiación ultravioleta, dejando pasar hasta 389 mμ; 4) cultivadas bajo una campana amarilla que elimina todo el violeta y ultravioleta y parte del azul, dejando pasar hasta 472 mμ; 5) bajo una campana anaranjada que elimina todo el ultravioleta, violeta, azul y mitad del verde, transmitiendo principalmente el rojo, anaranjado y amarillo — límite inferior 529 mμ. *(De H. W. Popp, A Physiological Study of the Effects of Various Ranges of Wave Lenght on the Growth of Plants, Am. J. Botany, 13, 706-736, 1926.)*

Escaneado con CamScanner

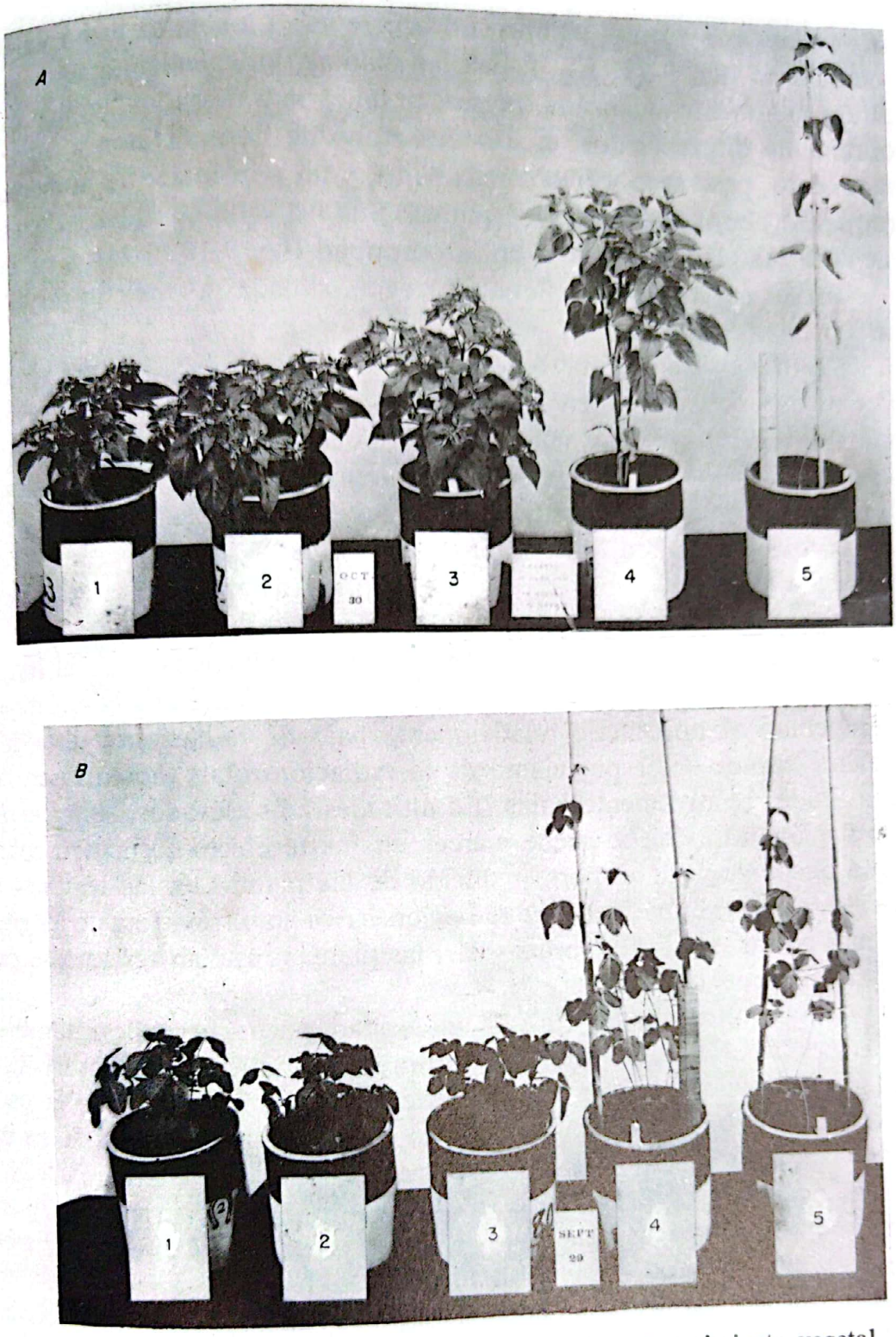


FIG. 9-11. Efecto de la cualidad de la radiación sobre el crecimiento vegetal. *A*, plantas de Dondiego de noche de 65 días; *B*, plantas de soja «Pekín», de 34 días. Los números se refieren a las mismas condiciones que en la figura 9-10. Adviértase que la eliminación de la radiación ultravioleta 3) ejerce escaso efecto sobre el crecimiento de las plantas, mientras que la eliminación del azul y violeta visibles, junto con el ultravioleta 4) y 5) produce importantes efectos sobre el crecimiento y desarrollo, volviéndose volubles los tallos de soja. *(De H. W. Popp, A Physiological Study of the Effect of Various Ranges of Wave Lenght on the Growth of Plants, Am. J. Botany, 13, 706-736, 1926.)*

Escaneado con CamScanner

el *Holeus sudanensis* y otras plantas, no ocurre así. La soja se torna voluble en estas condiciones (fig. 9-11, *B*). Todas las plantas, independientemente de cual sea la altura finalmente alcanzada, presentan tallos más delgados, tejidos internos más pobremente diferenciados, escaso desarrollo de flores, frutos y órganos de almacenamiento, peso seco y fresco más bajos, y un porcentaje de humedad más elevado que las plantas que crecen expuestas a la luz solar completa. En general, se asemejan a las plantas crecidas en la oscuridad (fig. 9-10, 9-11). Los mismos efectos se producen cuando se elimina la región situada por debajo de 472 mμ, pero no con tanta intensidad.

Por el contrario, las plantas que crecen en ausencia del extremo rojo del espectro, incluso con una intensidad muy reducida, se desarrollan de manera más semejante a las plantas normales. El extremo azul-violado del espectro parece ser mucho más eficiente en la producción del peso seco que el extremo rojo. Ello es verdad, a pesar de que el extremo rojo del espectro sea más eficiente en lo que a la fotosíntesis se refiere. El extremo azul-violado del espectro ejerce un marcado efecto formativo sobre la planta. Es principalmente esta parte del espectro la responsable del efecto inhibidor de la luz sobre el crecimiento.

Las plantas que crecen en ausencia de la porción ultravioleta de la luz solar difieren muy poco de las que crecen en presencia del espectro completo. Ello puede ser debido al porcentaje relativamente bajo de radiaciones ultravioletas (generalmente menos del 1 por ciento de la radiación total) presentes en la luz solar en altitudes relativamente bajas. En altitudes más elevadas, se ha pensado que la radiación ultravioleta puede ejercer un fuerte efecto formativo sobre la planta que puede explicar el porte reducido de las plantas en las regiones alpinas. Cuando se emplea una fuente de radiaciones rica en ultravioleta de longitudes de onda más cortas que las de la luz solar, las plantas resultan seriamente perjudicadas y con frecuencia mueren.

La radiación infrarroja de elevada intensidad puede perjudicar también a las plantas debido al aumento de temperatura que produce al ser absorbida por la planta. La porción infrarroja ordinaria de la luz solar actúa como la oscuridad en su efecto sobre el crecimiento. Se ha indicado que los rayos X en dosis moderadas resultan perjudiciales a muchas clases de plantas. Los rayos X son mucho más penetrantes que la radiación ultravioleta y, por consiguiente, pueden causar efectos más profundos en las plantas. En general, frenan el crecimiento y producen anomalías en la estructura del vegetal. En unos pocos casos se ha indicado que dosis extraordinariamente ligeras de rayos X estimulan el crecimiento de algunas plantas. Los rayos X no están presentes en la radiación ordinaria a la que las plantas se hallan sometidas.

Efectos de la duración de la radiación. Fotoperiodicidad. En las regiones templadas, las plantas que crecen en la Naturaleza están sometidas a alternancias de luz y oscuridad. La duración de los días oscila entre quince horas en el verano a alrededor de nueve en invierno. Se ha observado que el

Escaneado con CamScanner

crecimiento de las plantas, y especialmente el desarrollo de las flores, están largamente influenciados por la duración del día. Esta respuesta de las plantas a la duración del período de iluminación diaria se ha denominado ***fotoperiodicidad.*** Normalmente, la planta sólo puede alcanzar el estadio de la floración cuando

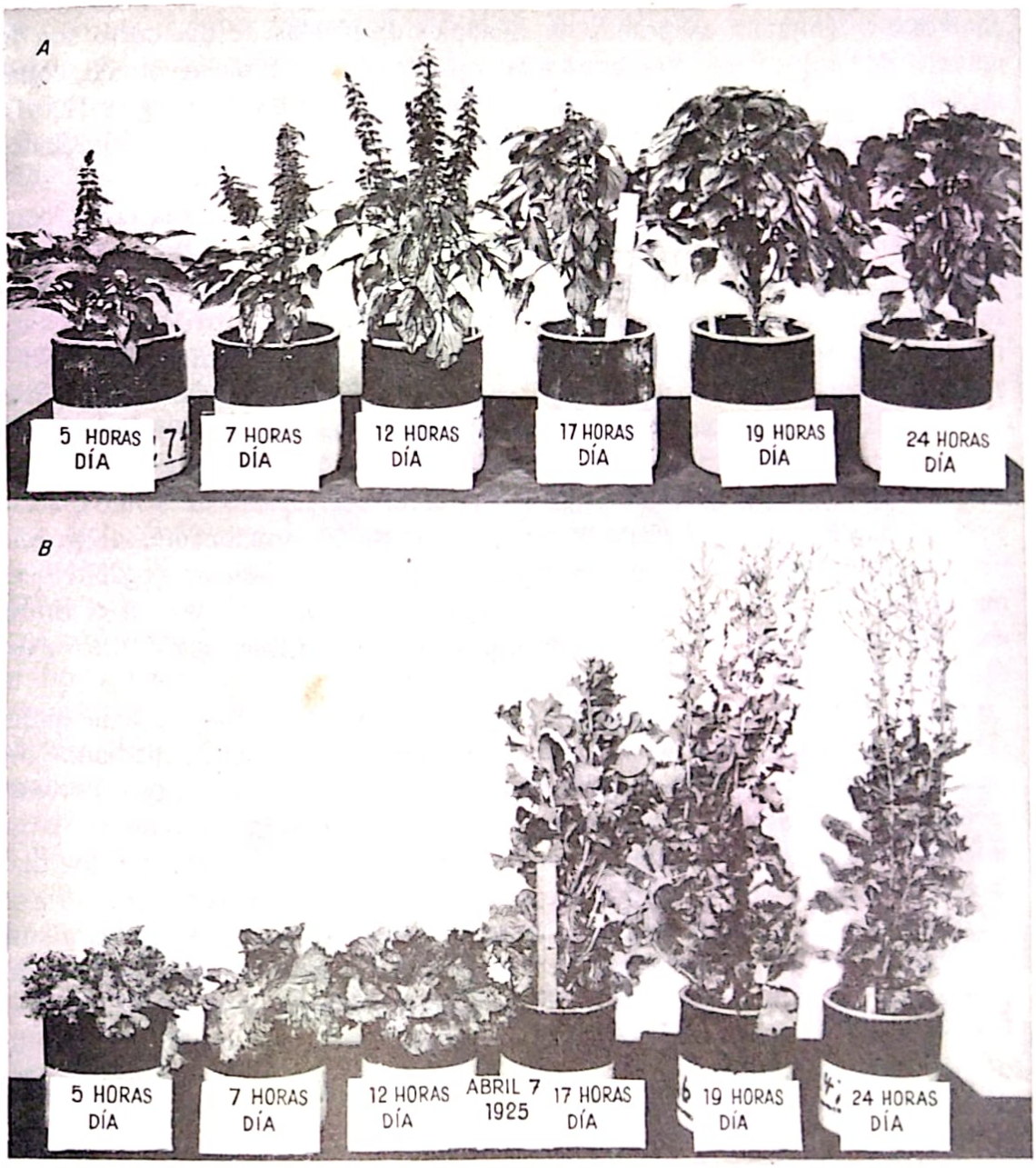


FIG. 9-12. Efectos de la duración del día sobre las plantas (fotoperiodicidad). *A*, salvia escarlata *(Salvia splendens)*, planta de día corto; *B*, lechuga, planta de día largo. La duración de los días a los que las plantas fueron sometidas se hallan indicadas en los tiestos. *(Fotografía cortesía de J. M. Arthur, Boyce Thompson Institute for Plant Research, Inc., Yonkers, N. Y.)*

Escaneado con CamScanner

la duración del día cae dentro de ciertos límites. Estos límites se alcanzan únicamente en determinadas estaciones del año. Algunas plantas, como el rábano y la lechuga, florecen sólo durante días muy largos (12 horas o más) (fig. 9-12, *B*). Estas plantas se denominan ***plantas de día largo*** y florecen normalmente a mediados de verano. Otras, denominadas ***plantas de día corto***, requieren días más cortos (menos de 12 horas), floreciendo por lo general bien tardíamente en otoño o temprano en primavera. Ejemplos de plantas de día corto son la mayoría de las que florecen en primavera, y plantas de florecimiento otoñal, como las ambrosías, asters, cosmos, salvia escarlata *(Salvia splendens)* (fig. 9-12, *A*). Todavía hay otras plantas, como el tomate, que responden a todas las duraciones del día y, por consiguiente, pueden florecer durante todo el año.

Cuando las plantas de día corto se someten a condiciones de día largo, continúan generalmente su crecimiento vegetativo, pero sin llegar a florecer, alcanzando por tal motivo un tamaño desusado. Muchas plantas de día largo cuando se las somete a condiciones de día corto presentan un escaso desarrollo vegetativo, pero no alcanzan a florecer. Plantas herbáceas perennes de día largo, como algunos sedums, se han mantenido por espacio de 8 a 9 años bajo un día corto sin llegar a florecer, mientras que los testigos que recibían duraciones de día normal florecieron anualmente durante dicho período. Una de estas plantas, después de haber permanecido bajo un día corto por espacio de 8 años, se la sometió al día largo completo de verano y floreció normalmente, al propio tiempo que las plantas testigo. En todos los tipos, el crecimiento vegetativo es mayor durante el día largo. Puesto que muchas plantas se sitúan en el límite entre las de día largo y las de día corto, probablemente tienen una duración del día óptima para su floración.

Cuando el día se prolonga mediante la luz artificial, incluso de baja intensidad, parece ser tan efectivo como la duración normal del día de mediados del verano, en lo que se refiere al florecimiento de las plantas de día largo. Por este medio es posible acelerar la floración de las plantas de invernadero de día largo o frenar la floración de las de día corto. Por otra parte, mientras que los días largos de mediados de verano pueden acortarse no colocándolas tan pronto a la luz por la mañana o colocándolas a la oscuridad por la tarde, el oscurecimiento al mediodía no produce el efecto de un día corto. Así se ha indicado que las plantas de día corto colocadas en la oscuridad entre las diez de la mañana y las tres de la tarde, a mediados de verano dejaron de florecer, o dicho de otro modo, respondieron como si hubiesen estado sometidas a la luz completa de verano.

Cuando las plantas reciben alternancias de luz y oscuridad de 6 horas o menos, responden igual que si hubiesen estado sometidas a un día largo o bajo iluminación continua. Cuando se las somete a 10 horas de iluminación o a un día completo (15 horas) un día sí y otro no a mediados de verano, las plantas responden como si estuviesen sometidas a condiciones de día corto.

Escaneado con CamScanner

Se ha indicado que la duración del día influye también sobre la formación de tubérculos y bulbos, el carácter y extensión de las ramificaciones, el crecimiento de la raíz, la abscisión y caída de las hojas, la dormición y rejuvenecimiento y los hábitos de las plantas anuales, bianuales y perennes.

También se han cultivado plantas de semilla en semilla bajo luz artificial continua. En la Naturaleza, las plantas no están sometidas a iluminación continua salvo en las regiones polares y subpolares. Algunas plantas son aparentemente capaces de crecer normalmente en luz continua, mientras que otras no lo son. Los tomates resultan perjudicados y finalmente mueren bajo cualquier duración por encima de 19 horas. Muchas plantas de día corto dejan de florecer bajo iluminación continua.

Temperatura

Según se afirmó anteriormente, el crecimiento de los vegetales es consecuencia del metabolismo constructivo. Nuevos materiales van siendo sintetizados constantemente, mientras que otros son destruidos en la construcción del protoplasma. Ello implica una serie de reacciones químicas complejas, todas ellas influenciadas por la temperatura. La temperatura determina la intensidad con que se realizan estos procesos, y puesto que la intensidad del crecimiento está determinada por la de dichos procesos, la temperatura influye igualmente sobre la intensidad del crecimiento. Como se verá más tarde, ejerce también un importante efecto formativo sobre la planta.

Ámbito de la temperatura y duración de la vida. El ámbito de temperaturas dentro de las cuales pueden vivir y crecer las plantas varía según las especies, las diferentes partes de la misma planta y las condiciones generales externas e internas a las cuales las plantas han sido sometidas tanto antes como durante la aplicación de un cambio de temperatura. Varía principalmente con las condiciones del protoplasma.

Por regla general, las plantas no prosperan cuando se las desplaza mucho más de un centenar de millas hacia el norte o hacia el sur de la región de donde son indígenas, principalmente a consecuencia de la diferencia de temperaturas prevalecientes en diferentes latitudes. Así, las plantas tropicales dejan generalmente de prosperar en regiones templadas, y las plantas de las regiones templadas no pueden cultivarse en los trópicos, salvo en las grandes altitudes. En las regiones montañosas altas de los trópicos, existe frecuentemente la misma gama de asociaciones vegetales extendidas desde las regiones bajas hasta las cumbres de las montañas, que las que se observan al desplazarse desde los trópicos hacia las regiones polares. Por ello la temperatura es uno de los factores más importantes determinantes de la distribución de las plantas sobre la superficie terrestre.

En general, los órganos que permanecen en reposo, como las semillas y las esporas, pueden soportar variaciones de temperatura más amplias que las plan-

Escaneado con CamScanner

tas en crecimiento. Se han indicado algunos casos de semillas que germinaron después de haber sido sometidas durante corto tiempo a temperaturas de —180° y de 103°C. Semillas llevadas en 1883 al Fuerte Conger por la expedición Greely, a unas 490 millas del Polo Norte, fueron halladas en 1899 por la partida Peary y enviadas a los Estados Unidos, donde permanecieron sin sembrar hasta la primavera de 1905. En este momento se sembraron semillas de lechuga y rábano que formaban parte del lote recogido. La lechuga no se desarrolló, pero aproximadamente la mitad de las semillas de rábano germinaron y produjeron plantas vigorosas que formaron semillas. La capacidad de las esporas de las bacterias para resistir temperaturas extremas es bien conocida. Muchas esporas pueden ser hervidas o congeladas sin que sufran daños. Órganos en reposo, como algunos tubérculos, bulbos y las ramas de los árboles caducos, en invierno son asimismo capaces de resistir amplias variaciones de temperatura sin sufrir daños. Generalmente las plantas suculentas presentan una variación mucho más estrecha, dentro de la cual pueden vivir y crecer.

La capacidad de las plantas en crecimiento para resistir temperaturas bajas o altas está regida por las condiciones a las que las plantas se hallan sometidas. Un cambio brusco en la temperatura será más probablemente perjudicial que un cambio gradual. Muchas plantas sometidas gradualmente a temperaturas cada vez más bajas o cada vez más elevadas, son capaces de adaptarse a las mismas. Tal adaptación implica cambios fundamentales en la condición del protoplasma y particularmente de su grado de hidratación. La relación entre el agua ligada y el agua libre es generalmente más elevada en los órganos vegetales resistentes. Así las semillas que se han imbibido de agua e hinchado resisten menos las temperaturas extremas que las semillas secas en las que el agua presente es únicamente la ligada. Más adelante se indicarán nuevas consideraciones a propósito del agua ligada en relación con la actuación de las temperaturas submínimas. Además de las relaciones del agua, muchos otros factores como la edad, la presencia de substancias osmóticamente activas y la estructura general de la planta, desempeñan un papel importante en la determinación del ámbito de temperaturas dentro del cual la planta puede continuar viviendo.

Puntos críticos de la temperatura para el crecimiento. La amplitud de temperaturas dentro de las cuales pueden crecer las plantas puede designarse mediante tres puntos críticos, a saber, el ***mínimo*** de temperatura por debajo del cual no se realiza ningún crecimiento; el ***óptimo***, que es generalmente considerado como la temperatura que proporciona la mayor intensidad del crecimiento o es la mejor para el crecimiento, y el ***máximo*** de temperatura, por encima del cual no tiene lugar ningún género de crecimiento. Estos puntos críticos no son fijos durante la vida de la planta, ni son siempre los mismos para todas las partes de la misma. Los puntos críticos para el crecimiento de la raíz pueden ser diferentes de los del crecimiento del tallo. Los propios del desarrollo de las flores son frecuentemente diferentes de los del crecimiento

Escaneado con CamScanner

vegetativo. Ello se observa con gran claridad en muchas plantas que florecen muy a comienzos de la primavera, antes de que se hayan desarrollado los brotes vegetativos. Las semillas germinarán en ocasiones a temperaturas mucho más bajas que las que las plantas adultas necesitan para crecer. Aunque existen muchas variaciones entre diferentes especies, la temperatura mínima para el crecimiento de las plantas templadas se halla generalmente algo por encima del punto de congelación del agua, y el máximo alrededor de 45 a 50°C. El óptimo tiende a situarse por término medio hacia los 30°C.

La temperatura óptima para el crecimiento está condicionada por la duración del tiempo durante el cual la planta se mantiene bajo la influencia de dicha temperatura. Por ejemplo, algunas plantas pueden crecer más rápidamente durante un breve período de tiempo a 35°C; pero si esta temperatura se mantiene, la intensidad puede disminuir por debajo de la intensidad obtenida con una temperatura constante más baja. Por esta razón se considera a veces un cuarto punto crítico denominado ***temperatura de intensidad máxima***, que es la temperatura en la cual la intensidad del crecimiento es máxima, aunque sólo por un corto tiempo. La verdadera temperatura óptima será, pues, aquella en la que el crecimiento se realice más rápidamente, independientemente del tiempo que se mantenga dicha temperatura. En otras palabras, la planta puede mantener su crecimiento más rápido indefinidamente hasta la madurez en la verdadera temperatura óptima.

En general, la intensidad del crecimiento de un vegetal es más baja cerca del mínimo, aumenta gradualmente al subir la temperatura hacia el óptimo para descender de nuevo al acercarse al máximo. La temperatura óptima no siempre se encuentra a mitad de camino entre el mínimo y el máximo, sino que más frecuentemente se sitúa más cerca del máximo que del mínimo.

Temperaturas supramáximas. Cuando las plantas se someten a temperaturas por encima del máximo, es decir, supramáximas, mueren más pronto o más tarde, y el tiempo necesario para que ello se produzca depende de lo que la temperatura en cuestión se encuentre por encima del máximo. De ordinario, las plantas mueren al cabo de hora a hora y media cuando la temperatura es de 1° a 1 ½°C por encima del máximo. Cuando la temperatura sube mucho por encima del máximo, la muerte puede ser casi instantánea. Cada 10°C de elevación por encima del máximo acorta el tiempo requerido para producir la muerte de diez a ciento cincuenta veces. Del hecho de que esta relación de temperatura sea también la que se comprueba en la coagulación de muchas proteínas, se ha pensado que la muerte de los vegetales a temperaturas elevadas pueda ser motivada por la coagulación o gelificación del protoplasma. Surge una condición en las células denominada ***rigor del calor***. El protoplasma se coagula siendo este cambio irreversible.

Temperaturas submínimas. También producen la muerte las temperaturas por debajo del mínimo. En este caso aparece el ***rigor del frío*** y el proto-

Escaneado con CamScanner

plasma se coagula como en el caso del rigor del calor. Este cambio se presenta en los hongos y bacterias termófilas ya a temperaturas ordinarias debido a que estos vegetales presentan un mínimo de temperatura muy elevado. Asimismo, algunas plantas tropicales mueren a temperaturas situadas por encima del punto de congelación, lo que revela que ésta no es necesaria para que se produzca la muerte por el frío. Sin embargo, la congelación causa comúnmente graves trastornos y la muerte a muchas plantas templadas. Ello puede observarse fácilmente después de la primera helada intensa de otoño, cuando muchas plantas cultivadas, antes verdes y vigorosas, se marchitan, se vuelven pardas y mueren. No obstante algunas plantas, especialmente las perennes, son capaces de resistir intensas heladas.

Cuando la muerte se produce a temperaturas ligeramente por encima de los 0°C, puede estar producida por la marchitez o por trastornos del metabolismo. Cuando determinadas plantas, como el tabaco, la calabaza o las habichuelas cultivadas a temperaturas ordinarias se las coloca bruscamente a una temperatura del aire de 2 a 4°C, se marchitan. Si la temperatura del suelo en que crecen estas plantas se eleva a 18°C, sin elevarse la temperatura del aire por encima de 2 a 4°C, no se marchitan. En este caso resulta evidente que la marchitez es debida a una pérdida más rápida de agua por traspiración que la que puede ser suministrada por absorción a bajas temperaturas, o sea que a bajas temperaturas la absorción está más reducida que la pérdida de agua, por lo que la planta se marchita. Sin embargo, muchas plantas de invernadero, como el coleus, mueren a temperaturas ligeramente superiores a los 0°C antes de que se produzca la marchitez. En estas plantas, cuando la temperatura es demasiado baja, aparecen generalmente manchas en las hojas, manchas que van creciendo de tamaño hasta que finalmente se vuelven pardas y mueren. Esto ocurre al cabo de unos cuatro días a 3°C. En las plantas de este tipo la muerte es debida probablemente a perturbaciones metabólicas.

Mucho más frecuente es la muerte producida por efecto de la congelación. Existe una gran variabilidad entre las plantas en lo que se refiere a su capacidad de resistencia a las heladas. Algunas pueden permanecer heladas durante todo el invierno sin sufrir daños por ello. En el norte de Siberia los árboles forestales resisten incluso temperaturas de —62 a —64°C. En las regiones templadas septentrionales, el trigo sembrado en otoño, es capaz de resistir intensos fríos invernales. En cambio, la mayoría de las plantas anuales y muchas otras plantas mueren a temperaturas de congelación.

Puesto que las plantas contienen siempre sales en disolución, el punto efectivo de congelación está situado a varios grados por debajo del punto de congelación del agua. Cuando se presenta la congelación, generalmente se forma hielo, primeramente en los espacios intercelulares. Si la helada es muy intensa, se forma también hielo dentro de las células, quedando solidificado por congelación todo el tejido. La formación de hielo en los espacios intercelulares determina la extrac

Escaneado con CamScanner

ción de agua de las células, siendo esta extracción una de las causas más frecuentes de muerte, puesto que conduce a la coagulación y precipitación irreversible de los coloides celulares. El aumento de concentración de sales que se produce en estas circunstancias contribuye también a esta precipitación. Puesto que el agua se dilata al congelarse, se produce también frecuentemente el desgarro o ruptura de las células.

Endurecimiento. La capacidad de las plantas para resistir las heladas depende de su estructura general, así como también del estado del protoplasma. Ambos factores dependen a su vez en parte de las condiciones en que las plantas se han desarrollado. Los vegetales que poseen una epidermis gruesa y tejidos internos compactos son a veces más resistentes a las heladas que los de constitución floja. La resistencia a las heladas aumenta también al hacerlo la concentración del jugo celular, y especialmente con la capacidad de los tejidos para fijar el agua. Estas condiciones pueden desarrollarse en algunos vegetales sometiéndolos gradualmente a temperaturas cada vez más bajas, o sea ***endureciéndolos.*** El agricultor endurece generalmente a sus verduras antes de plantarlas al aire libre en primavera, manteniéndolas antes durante cierto tiempo en un ambiente frío. En la Naturaleza el endurecimiento se verifica de una manera natural en muchas plantas durante el otoño y a comienzos de invierno. Algunas plantas no pueden ser endurecidas de este modo. Estas plantas mueren fácilmente a temperaturas de congelación. En especies resistentes al invierno, se ha observado cómo durante el proceso de endurecimiento se forman coloides hidrófilos que les permiten fijar el agua de manera que ésta no se hiele fácilmente. Las variedades de trigo resistentes al invierno, por ejemplo, van adquiriendo un porcentaje relativamente elevado de agua ligada a medida que la temperatura va reduciéndose gradualmente. Estas plantas tienen también una estructura más compacta y otros caracteres que les permiten resistir a la congelación. Sin embargo, estas condiciones no se desarrollan incluso en las plantas resistentes al invierno, a menos de que la temperatura descienda gradualmente. Las plantas resistentes al invierno, así como también las variedades susceptibles, si crecen primero en un invernadero y después se las somete bruscamente a temperaturas de congelación, mueren inmediatamente.

Efectos formativos de la temperatura. La temperatura ejerce una marcada influencia sobre el tamaño, forma y estructura generales del vegetal. Estos efectos formativos son más marcados cuando la temperatura se aproxima al mínimo o al máximo para el crecimiento. Cuando las plantas se mantienen constantemente a bajas temperaturas, aumenta la longitud de la zona de crecimiento, pero los entrenudos quedan cortos, resultando de ello una planta relativamente baja. Si, por el contrario, se someten a temperaturas elevadas, disminuye la longitud de la zona de crecimiento, los entrenudos se alargan y las plantas son más altas. Algunas plantas presentan un tipo de ahilamiento a temperaturas elevadas. Así ocurre en las patatas, que forman mejor sus tubérculos a temperaturas

Escaneado con CamScanner

medias que a bajas y, por consiguiente, crecen mejor en las regiones septentrionales templadas. Se ha revelado que una variedad europea de patatas produce únicamente tubérculos y no desarrolla brotes vegetativos a una temperatura de 6 a 7°C. Muchas plantas presentan un crecimiento excesivo a temperaturas elevadas. Bajo tales condiciones existe, probablemente, una rápida intensidad de respiración y otros cambios metabólicos que determinan un elevado consumo de hidratos de carbono en tal medida que no llegan a acumularse, por lo que los órganos de almacenamiento están pobremente desarrollados.

La temperatura también influye sobre la floración y la fructificación. La temperatura a que germinan las semillas puede afectar el ulterior crecimiento del vegetal. La temperatura es muy importante para las plantas de muchas otras maneras. Debe indicarse, sin embargo, que la temperatura actúa siempre mediante los cambios que introduce en las condiciones internas del vegetal.

Humedad

En el capítulo 7 se puso de manifiesto la importancia que el agua presenta para los vegetales. La pérdida de agua por transpiración ha sido asimismo considerada en el capítulo 4. Por consiguiente, no es necesario considerar nuevamente aquí estos aspectos. El crecimiento se realiza únicamente en células turgescentes, y éstas necesitan un amplio suministro de agua. Al igual que la radiación y que la temperatura, la cantidad de agua disponible puede influir de manera importante sobre la forma, la estructura y la naturaleza del crecimiento de las plantas. Los puntos críticos de la humedad no han sido determinados de manera tan precisa, pero tanto la humedad como la sequía excesivas son probablemente perjudiciales para el crecimiento de muchas plantas. Sólo los vegetales que poseen cierto grado de plasticidad pueden adaptarse a cambios radicales en las condiciones de humedad, mientras que los que carecen de esta plasticidad mueren frecuentemente por la sequía o por encontrarse en un suelo encharcado. Las condiciones de los vegetales que les permiten resistir a la sequía han sido mencionadas a propósito de la transpiración (cap. 4).

En general, las plantas herbáceas que crecen sometidas a una humedad elevada suelen poseer tejidos flojos suculentos con numerosos espacios aeríferos. Los tejidos de fortalecimiento están poco desarrollados y las membranas cutinizadas y suberificadas están muy reducidas o faltan por completo. Muchas plantas dejan de desarrollar pelos radicales cuando las raíces se encuentran al aire. En regiones muy húmedas, los tallos de las plantas suelen ser más alargados y las hojas más anchas y delgadas. Muchos de estos caracteres se presentan también con débiles intensidades de luz. Puesto que en lugares sombreados las plantas están sometidas tanto a escasa intensidad lumínica como a humedad elevada, no siempre es posible separar los efectos producidos por ambas causas. Las plantas que han crecido bajo tales condiciones mueren generalmente en

Escaneado con CamScanner

breve tiempo cuando se les somete a una atmósfera seca. Las plantas que pueden vivir tanto sobre tierra como en el agua, presentan frecuentemente un aspecto completamente distinto sobre tierra del que ofrecen cuando crecen en el agua. Las hojas sumergidas de estas plantas están generalmente finamente laciniadas. Las estructuras internas son también muy diferentes.

En contraste con las plantas propias de habitats muy húmedos, las que crecen en lugares muy secos suelen ser pequeñas y compactas. Sus tallos son cortos y gruesos y las hojas pequeñas y espesas. Con frecuencia las hojas están reducidas a simples escamas o espinas. Las capas epidérmicas están intensamente cutinizadas y a veces recubiertas de pruínas o de pelos. Los estomas son escasos y en algunas especies se presentan hundidos por debajo del nivel de la epidermis. Estas plantas pueden presentar también una mayor concentración del jugo celular y, por consiguiente, presiones osmóticas más elevadas en el interior de sus células. Los coloides hidrófilos abundan generalmente en ellas, lo que les permite fijar y retener toda el agua de que pueden disponer. Muchos de los rasgos indicados son los que se presentan también con intensidades luminosas fuertes. La luz y la sequedad contribuyen probablemente a la determinación de dichos efectos formativos, puesto que ambas actúan en las mismas localidades.

Hay plantas que pueden tener sus raíces en el agua y desarrollarse como si creciesen en condiciones de sequía. Los tallos y las hojas de muchas plantas propias de pantanos y turberas se parecen a las que crecen en regiones áridas, lo cual puede explicarse por el hecho de que tales plantas presentan dificultades para la absorción del agua debido a la elevada presión osmótica del medio externo o a alguna otra razón. Las situaciones de este tipo se consideran como fisiológicamente secas. Las plantas que crecen en marismas salinas presentan generalmente presiones osmóticas elevadas. Algunos de los valores más elevados de presión osmótica que han sido registrados en los vegetales se encontraron en plantas que crecían en las riberas del Gran Lago Salado. Toda situación que provoca una transpiración excesiva, incluso existiendo abundancia de agua en el suelo, puede considerarse también como fisiológicamente seca.

Según la abundancia de agua disponible en los habitats en que crecen naturalmente, las plantas pueden clasificarse en ***hidrofitas***, las que crecen directamente en el agua o en lugares muy húmedos; ***mesofitas***, las que se encuentran en regiones ordinariamente húmedas con un suministro de agua moderado, pero continuo, y ***xerofitas*** o xerófilas, las que crecen en regiones muy secas o desérticas, donde las condiciones determinan una excesiva transpiración. A los anteriores se añade a veces un cuarto grupo, el de las ***halofitas***, que comprende a las plantas que crecen en marismas salinas donde la concentración de la solución del suelo es tan elevada que hace muy difícil la absorción del agua. Las halofitas son en realidad xerófilas.

Escaneado con CamScanner

MOVIMIENTOS DE LOS VEGETALES

Debido a que las plantas que nos son más familiares están enraizadas en el suelo y, por consiguiente, no se desplazan de unos lugares a otros, se cree a menudo que la capacidad de movimiento falta por completo en los vegetales. No obstante, entre las formas más sencillas abundan los vegetales que se desplazan de unos lugares a otros, y las partes u órganos de plantas estacionarias pueden cambiar su posición. Así, los pétalos de las flores se abren y cierran y las raíces y tallos pueden variar la dirección de su crecimiento e inclinarse o curvarse en ciertas condiciones. Sin embargo, ordinariamente, el movimiento no es lo suficientemente rápido para ser observado directamente, haciéndose necesario el empleo de algún dispositivo. Mediante películas cinematográficas filmadas durante varias horas o días, al ser proyectadas en un período de pocos minutos proporcionan demostraciones sorprendentes de muchos movimientos realizados por los vegetales, como son la eclosión de las flores y el cabeceo de los tallos.

Movimientos de crecimiento y movimientos de turgencia. Muchos movimientos de los vegetales son debidos a su crecimiento. El simple aumento de tamaño implica ya cierto movimiento, puesto que, al expansionarse, los órganos van ocupando cada vez mayor espacio. Los movimientos de crecimiento pueden ser también producidos por cambios tanto en la intensidad como en la dirección del crecimiento. Así, en el caso del extremo de un tallo que se inclina hacia la luz en respuesta a una iluminación unilateral, el lado convexo crece más rápidamente que el cóncavo. En el de las yemas florales que se abren en respuesta a un aumento de temperatura, la cara superior (interna) de los pétalos crece con mayor rapidez que la inferior, haciendo que los pétalos se abran hacia fuera. Tales movimientos pueden producirse únicamente en las regiones en crecimiento de las plantas, por lo que reciben el nombre de ***movimientos de crecimiento.***

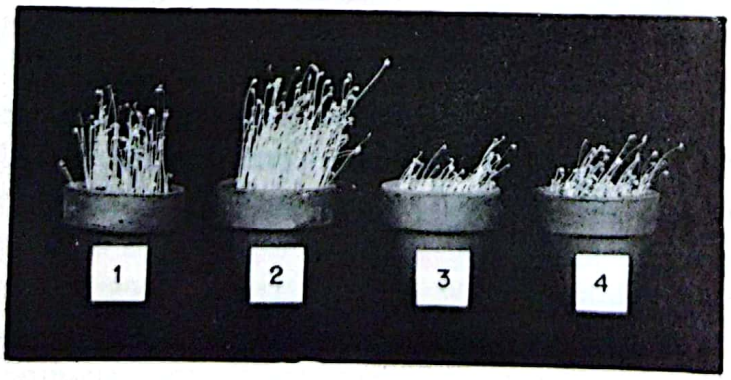


FIG. 9-13. Fototropismo; efecto de luz de diferentes colores. Plántulas de nabo sometidas a iluminación unilateral desde la derecha; 1) a la luz roja; 2) a la luz verde; 3) a la luz azul; 4) a la luz blanca (luz solar).

También pueden producirse movimientos en órganos adultos y en tales casos no se trata generalmente de movimientos de crecimiento. Frecuentemente estos movimientos son el resultado de cambios en la presión de turgencia de ciertas células, producidos, según se cree, por cambios en la permeabiliad de

Escaneado con CamScanner

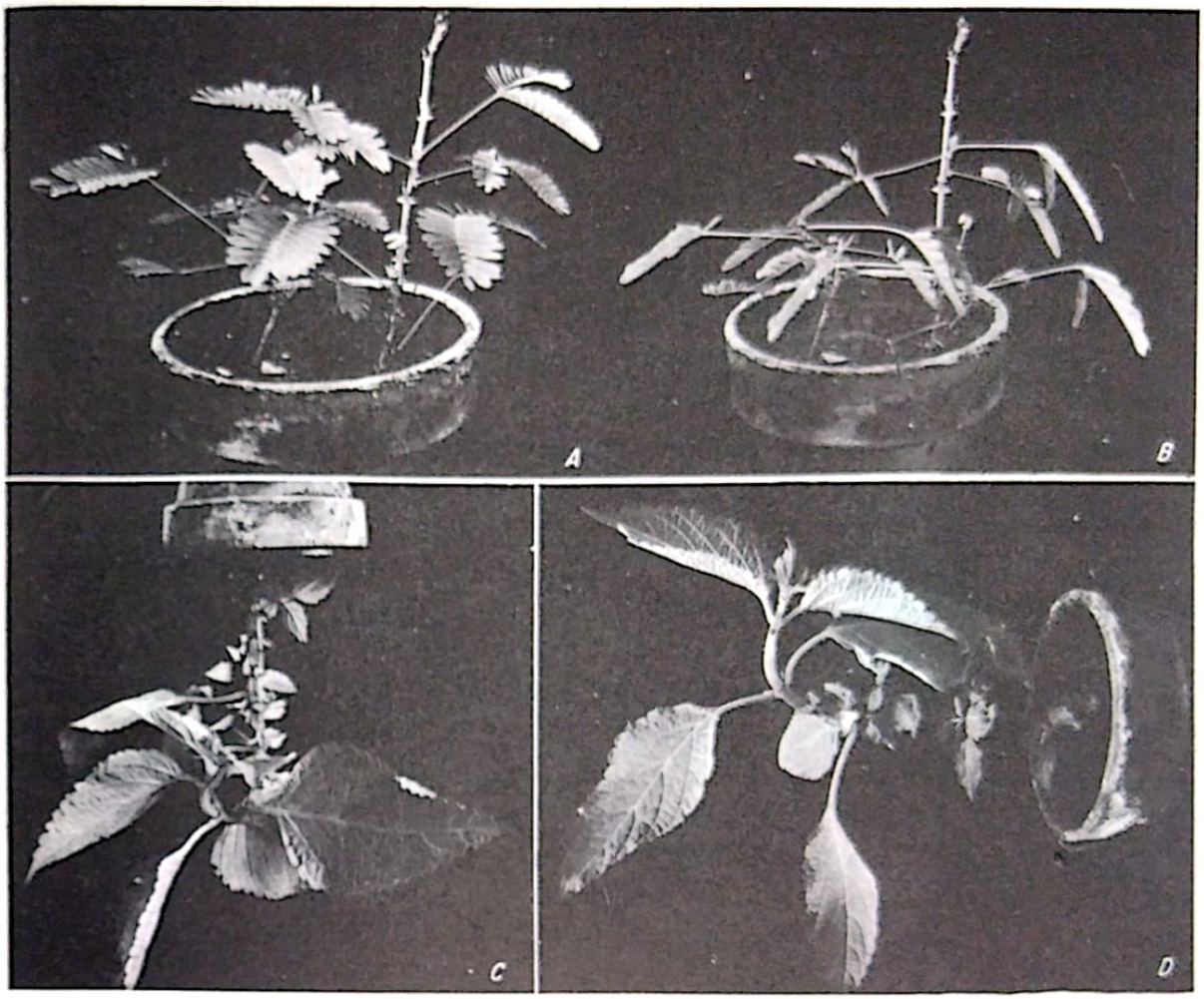


FIG. 9-14. *A*, *B*, planta de sensitiva *(Mimosa pudica)*. *A*, planta no excitada; *B*, la misma planta después de haberse sacudido el tallo; véase cómo las hojas se inclinan y las foliolas se cierran como consecuencia del estímulo motivado por el choque; *C*, *D*, geotropismo del tallo de *Coleus; C*, curvatura a las 24 horas después de que la planta ha sido suspendida cabeza abajo; *D*, curvatura del tallo a las 24 horas después de que la planta ha sido colocada en posición horizontal.

las mismas. Por lo general, los movimientos de turgencia son más rápidos que los movimientos de crecimiento y pueden presentarse repetidamente en el mismo órgano. Por este motivo se les denomina a veces ***movimientos de variación*** o movimientos de alternancia, en contraste con los movimientos de crecimiento. La reacción de la sensitiva *(Mimosa pudica)* (fig. 9-14, *A*, *B*) al tacto constituye un buen ejemplo de un movimiento de turgencia. La apertura y cierre de los estomas producidos por cambios en la presión de turgencia de las células de cierre son asimismo movimientos de variación.

Movimientos autónomos y movimientos paratónicos. El crecimiento, como el alargamiento del tallo o de una raíz, puede ser considerado como un movimiento lento realizado por un órgano en crecimiento. Estos movimientos, realizados espontáneamente, puesto que son debidos a las actividades que se

Escaneado con CamScanner

llevan a cabo en la planta y no se hallan, por tanto, relacionadas directamente con ningún cambio en el ambiente, se denominan ***movimientos autónomos.*** Puesto que el alargamiento del extremo del tallo no es uniforme en todas sus partes, incluso en condiciones ambientales aparentemente constantes, el movimiento del extremo del tallo al alargarse raras veces se realiza según una línea recta. Por el contrario, debido al desigual crecimiento en diferentes secciones alrededor del tallo, el ápice del mismo se inclina o cabecea de un lado a otro al irse alargando y la dirección del crecimiento es una espiral floja. Esta inclinación o cabeceo es un movimiento autónomo de crecimiento conocido con el nombre de ***nutación*** o ***circunnutación.***

En contraste con los movimientos autónomos, los ***movimientos paratónicos*** o ***estimulados*** son producidos por cambios en el ambiente denominados ***estímulos.*** Los estímulos pueden ser mecánicos, químicos o etéreos y comprenden agentes tales como la fuerza de la gravedad, el contacto, oxígeno, agua, ácidos, álcalis, sales, otras substancias químicas, calor, luz y electricidad. Las plantas se mueven o responden a estos estímulos debido a una de las propiedades fundamentales del protoplasma, denominada ***irritabilidad.*** La irritabilidad puede definirse como la sensibilidad del protoplasma o su capacidad para responder a la influencia de estímulos. El tiempo mínimo necesario para que un estímulo actúe sobre una planta para provocar una respuesta se denomina ***tiempo útil***, y el período de tiempo que media entre la iniciación del estímulo y el comienzo de la reacción visible, se denomina ***período de latencia.*** La reacción o respuesta de una planta a un estímulo puede empezar después de transcurrido algún tiempo desde que comenzó a actuar el estímulo y continuar después de que éste haya cesado.

Tipos de movimientos paratónicos o estimulados. Nastias. Los movimientos paratónicos de tal naturaleza que la dirección del movimiento sea independiente de la dirección en que se aplica el estímulo, se denominan ***nastias.*** Las nastias son respuestas propias de órganos simétricos bilaterales, como son las hojas y los pétalos florales, y la dirección del movimiento depende en gran parte de la anatomía o estructura del órgano. Se presentan más comúnmente en órganos vegetales adultos que en partes en vías de crecimiento y, por consiguiente, en muchos casos son movimientos de variación o alternancia más que movimientos de crecimiento.

Las nastias producidas por cambios en la intensidad luminosa se denominan ***fotonastias.*** Por ejemplo, muchas flores se abren bajo una iluminación intensa y se cierran en la oscuridad o con iluminación débil. El diente de león común se abre en días brillantes, pero se cierra no sólo por la noche, sino también en días nublados, o si se le coloca artificialmente en la sombra. Por el contrario, algunas flores, como, por ejemplo, las del dondiego de noche o del tabaco, se abren con luz de intensidad débil y se cierran al quedar sometidas a una iluminación intensa.

Escaneado con CamScanner

Las nastias producidas por cambios de temperatura se denominan ***termonastias.*** La rápida apertura de ciertas flores cuando se llevan a una habitación caliente desde un lugar frío, constituye una termonastia debida al aumento de la intensidad de alargamiento de la cara superior de los pétalos sobre la de la cara inferior.

Ciertas hojas y flores pueden plegarse por la noche. Estos movimientos, denominados «movimientos de sueño», de las plantas realizados por la alternancia de noche y día, son las nastias más comunes y se denominan ***nictinastias.*** Desde luego, no guardan ninguna relación con el sueño de los animales, sino que son motivadas por cambios en la temperatura, en la intensidad de la luz, o por ambas.

Una de las nastias más importantes y mejor conocidas es la de la sensitiva *(Mimosa pudica),* la cual baja rápidamente sus hojas cuando se la toca (figura 9-14, *A*, *B*). Además, los folíolos se pliegan por pares. La irritación muy fuerte de una hoja puede transmitirse por toda la planta, plegándose los folíolos e inclinándose las hojas unas después de otras. Este tipo de movimiento es muy poco frecuente en los vegetales.

Taxias y tropismos. Los movimientos paratónicos o estimulados, en los que la dirección del movimiento está determinada por la dirección en que actúa el estímulo, es decir, movimientos producidos por estimulación unilateral, pueden ser ***taxias*** o ***tropismos.*** Ciertas algas unicelulares, algunas bacterias y determinadas células reproductoras de las plantas superiores, están provistas de cilios o flagelos y todo su cuerpo se mueve libremente en respuesta a estímulos que actúan en una dirección determinada, como son la luz, la temperatura o la composición química del ambiente. Estos movimientos se denominan ***taxias.***

Los ***tropismos*** típicos son respuestas de órganos radiales simétricos, como las raíces y tallos, y las partes en crecimiento de los mismos. Por consiguiente, son típicos movimientos de crecimiento. Según la naturaleza del estímulo que los produce, se denominan ***fototropismos, geotropismos, hidrotropismos,*** etc. La capacidad de orientarse hacia la luz o huír de ella se denomina ***fototropismo.*** (Cuando el estímulo es la luz solar se habla a veces de heliotropismo.) Los jóvenes tallos en crecimiento se inclinan generalmente hacia la luz (fig. 9-13) y presentan, por consiguiente, fototropismo positivo. El extremo azul del espectro es el principal responsable del movimiento. Los tallos subterráneos y las raíces son frecuentemente insensibles a la luz, pero algunas raíces, como las de la mostaza, se inclinan en dirección contraria a la luz, presentando, por tanto, fototropismo negativo. Debido en gran parte a movimientos fototrópicos, las hojas de muchas plantas constituyen los denominados ***mosaicos de hojas*** (fig. 4-9), en los que los limbos de las hojas están dispuestos de tal modo que raras veces se hacen sombra mutuamente, sino que llenan todos los espacios de manera que se constituye un compacto mosaico de hojas dispuesto perpendicularmente a la dirección de incidencia de la luz.

Escaneado con CamScanner

La capacidad de las raíces y tallos para orientarse a sí mismos en relación con la fuerza de gravedad recibe el nombre de ***geotropismo.*** Si se coloca a las raíces pivotantes de manera que no estén situadas verticalmente hacia abajo, se doblan generalmente hasta colocarse en esta dirección, presentando un geotropismo positivo (figura 9-15). La mayor curvatura se presenta siempre en la región de mayor alargamiento. Las partes completamente desarrolladas no se doblan. De manera análoga, si se coloca a los tallos que normalmente crecen verticalmente hacia arriba, en posición distinta, se doblan hacia arriba, presentando geotropismo negativo (fig. 9-14, *C*, *D*). Existen otros numerosos estímulos que pueden producir tropismos en órganos en crecimiento.

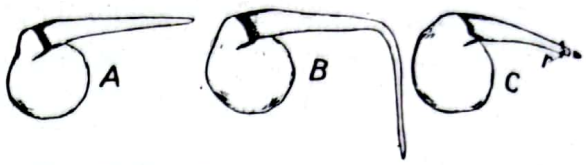


FIG. 9-15. Geotropismo de las raíces de guisantes. *A*, plántula de guisante con la raíz colocada horizontalmente; *B*, la misma raíz al cabo de 24 horas, el extremo en crecimiento se ha doblado hacia abajo respondiendo a la gravedad; *C*, plántula a la que se han cortado 4 mm de la punta y después se ha colocado horizontalmente; véase cómo cuando se ha quitado el extremo del ápice la raíz no responde ya al estímulo; en *r* comienzan a desarrollarse raíces secundarias. Compárese con la figura 6-10, en la que las raíces se han colocado verticalmente. *(Dibujado por Florence Brown.)*

El fototropismo positivo y el geotropismo negativo de los tallos puede explicarse por diferencias en la actividad de las auxinas en lados opuestos del tallo sometidos a estimulación unilateral. La luz, especialmente la radiación de onda corta, parece frenar la actividad de las auxinas. Por consiguiente, cuando un tallo se expone a una iluminación unilateral, la actividad de las auxinas es mayor en el lado opuesto al de la luz, lo que determina su crecimiento más rápido. A consecuencia de ello, el tallo se inclina hacia la luz. De manera semejante, cuando se coloca un tallo horizontalmente, la auxina parece acumularse en el lado inferior, determinando su crecimiento más rápido. Por consiguiente, el tallo se inclina hacia arriba, o sea que es geotrópicamente negativo. Se cree que el crecimiento de la raíz es estimulado por concentraciones mucho más débiles de auxina y que es inhibido por concentraciones que estimulan el crecimiento del tallo. Así, cuando las raíces se colocan horizontalmente, la auxina se acumula de nuevo en el lado inferior, pero ello inhibe el crecimiento de este lado, haciendo que la raíz crezca cada vez más en el lado opuesto. Por consiguiente, las raíces se doblan hacia abajo, o son geotrópicas positivas. Por la misma razón muchas de ellas son fototrópicas negativas.

Los movimientos higroscópicos, como los del enrollamiento de las aristas de ciertas especies de avena salvaje o el movimiento de los elaterios de los esporofitos de las hepáticas, no pueden considerarse propiamente como movimientos estimulados, puesto que se trata de simples fenómenos físicos que no están relacionados con la irritabilidad del protoplasma. Generalmente están producidos por la imbibición y pérdida de agua.

Escaneado con CamScanner

Tulipanes. *(Fotografía cortesía del Photographic Service, College of Agriculture, The Pennsylvania State University, University Park, Pa.)*

10. Las flores

En los capítulos anteriores se han estudiado con la debida amplitud solamente las partes vegetativas de las plantas, es decir, las raíces, los tallos y las flores. En cambio, no se han estudiado todavía los procesos reproductores, salvo en aquellos casos en que los órganos citados participan secundariamente en la propagación vegetativa. Estos procesos reproductores están tratados en las páginas siguientes.

Empezamos con la flor que interviene en los procesos de la reproducción sexual de las plantas superiores y, a partir de ella, se forman los frutos y las semillas cuyos procesos se explican a partir del presente capítulo.

Escaneado con CamScanner

ESTRUCTURA GENERAL DE LAS FLORES

Partes de la flor. Las flores pueden estar integradas por cuatro conjuntos de partes diferentes como máximo que, de fuera a dentro, son los ***sépalos, pétalos, estambres*** y ***pistilos*** (figs. 10-1, *A*; 10-2). El ápice del tallo al que se hallan sujetas recibe el nombre de ***receptáculo.*** Los sépalos constituyen el ***cáliz,*** y los pétalos la ***corola.*** El conjunto formado por los estambres es el ***androceo;*** el pistilo o los pistilos reciben colectivamente el nombre de ***gineceo.*** Estos cuatro conjuntos de partes pueden implantarse a diferentes niveles sobre un receptáculo algo alargado, o bien disponerse formando anillos más o menos concéntricos o verticilos sobre un receptáculo aplanado. En algunas flores esta disposición queda enmascarada, y los pétalos puede parecer que surgen de los sépalos y los estambres de la corola. Los sépalos y los pistilos suelen implantarse en el receptáculo.

Cuando una flor posee estos cuatro conjuntos de partes, se dice que es ***completa.*** En muchas flores faltan algunos de ellos, en cuyo caso reciben el nombre de ***incompletas.*** Los estambres y los pistilos son las partes esenciales de la

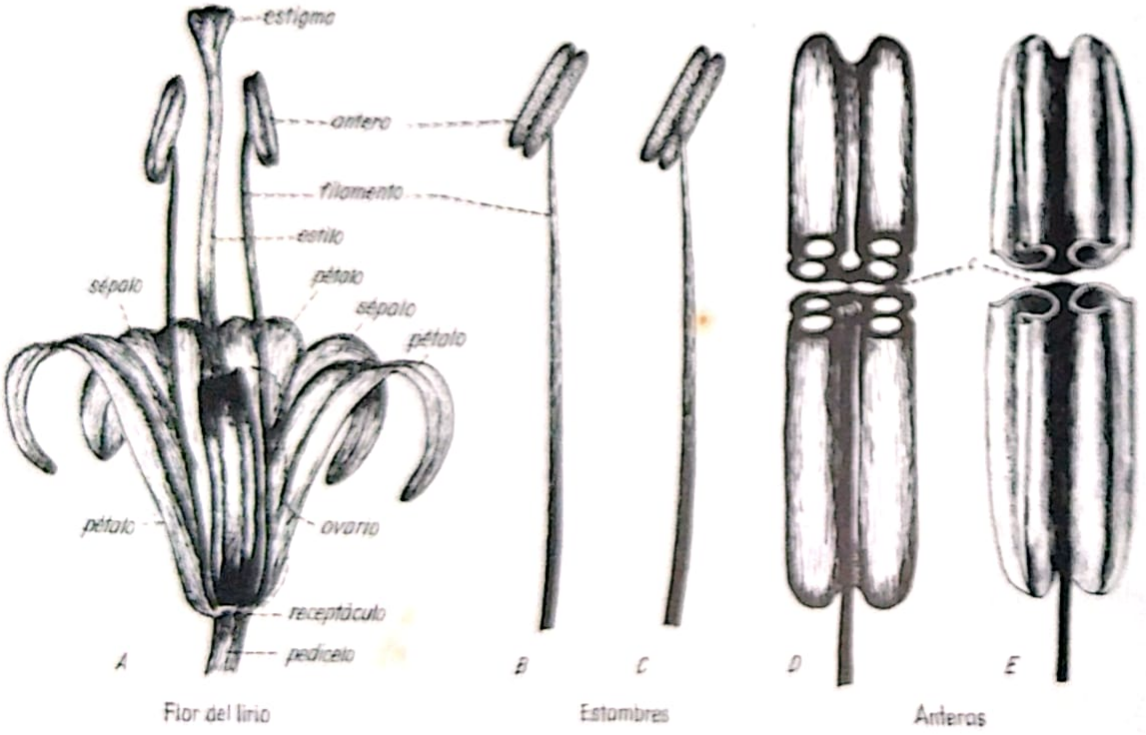


FIG. 10-1, Partes de la flor. *A*, flor de lirio a la que se han quitado un sépalo y cuatro estambres; *B*, cara frontal o externa de un estambre con antera versátil; *C*, estambre mostrando la inserción del filamento a la antera; *D*, antera inmatura cortada por la mitad en la que se observan los cuatro sacos polínicos y el conectivo, *c*; *E*, antera después de la expulsión del polen a través de dos hendiduras laterales. *(B, C y E, por Christian Hildebrandt.)*

Escaneado con CamScanner

flor, debiendo hallarse ambos presentes, en una misma flor o en flores distintas, para que pueda tener lugar la reproducción sexual, con la subsiguiente formación de las semillas. Si la flor carece de estambres o de pistilos se dice que es ***imperfecta.*** Cuando ambos se hallan presentes se dice que es ***perfecta,*** independientemente de que posea o no sépalos y pétalos. Por consiguiente, todas las flores completas serán también perfectas, mientras que las incompletas pueden ser perfectas o imperfectas, según que posean estambres y pistilos o carezcan de unos u otros.

FIG. 10-2. Diagrama floral de una flor de lirio, con un verticilo externo de tres sépalos constituyendo el cáliz, un verticilo de tres pétalos que forman la corola, un verticilo de seis estambres y el ovario con tres cavidades que forma parte del pistilo compuesto y contiene a los óvulos. *(Dibujado por Walter Westerfeld.)*

Las flores imperfectas son de dos tipos: las que poseen pistilos pero carecen de estambres ***(flores pistiladas)*** (figura 10-5, *B*), y las que presentan estambres pero carecen de pistilos ***(flores estaminadas)*** (fig. 10-5, *A*). Cuando ambos tipos de flores se encuentran en la misma planta, la especie se denomina ***monoica,*** palabra que significa «una sola casa». Cuando unas plantas poseen únicamente flores pistiladas y otras plantas de la misma especie las presentan estaminadas, se dice que la especie en cuestión es ***dioica*** (dos casas). Ejemplos de especies monoicas son el maíz (los penachos llevan flores estaminadas, mientras que las de la mazorca son pistiladas), las espadañas, el aliso, el abedul, el nogal y el nogal americano. Los espárragos y el sauce, son ejemplos de especies dioicas. En ocasiones, como ocurre en el caso de las flores marginales de la cabezuela del girasol y en la hidrangea cultivada, no se encuentran ni estambres ni pistilos, recibiendo estas flores el calificativo de ***estériles.***

Sépalos y pétalos. Los sépalos y los pétalos constituyen conjuntamente el denominado ***periantio.*** Las partes del periantio generalmente se denominan partes florales ***accesorias,*** puesto que no son esenciales para la formación de la semilla. Pueden faltar ambas a la vez; pero si falta únicamente una de ellas, la presente recibe siempre el nombre de cáliz. Típicamente los sépalos son verdes y tienen aspecto de hojas; los pétalos están con frecuencia intensamente coloreados; a veces unos y otros están coloreados y su tamaño es muy parecido, como ocurre en los tulipanes y en los lirios (fig. 10-1, *A*). El número de sépalos y pétalos es generalmente constante en cada especie vegetal. Las flores de las monocotiledóneas tienen generalmente tres sépalos y tres pétalos; las de las dicotiledóneas poseen generalmente cuatro o cinco de cada.

El olor de las flores está producido por aceites esenciales y otras substancias químicas formadas por células secretoras especiales, situadas generalmente en los

Escaneado con CamScanner

pétalos. Si se encuentran presentes los nectarios, que segregan un jugo azucarado, están situados generalmente en las bases de los pétalos, en su cara interna, pero pueden hacerlo también en otros lugares. Los colores de las flores son debidos a la presencia de antocianinas o pigmentos carotinoideos. Los colores y los olores pueden ser importantes para la atracción de los insectos que realizan la polinización, o sea el transporte del polen desde la antera de un estambre al estigma de un pistilo.

Tanto el cáliz como la corola, pero especialmente el primero, son estructuras protectoras con anterioridad a la expansión de la yema floral.

Estambres. Los estambres forman generalmente uno o más verticilos entre la corola y el pistilo o pistilos. Su número varía de unas flores a otras pudiendo o no guardar relación con el número de sépalos o pétalos. Una flor puede tener un único estambre, pero más frecuentemente el número es más elevado y definido, oscilando desde tres en algunas especies hasta muchos en otras. Cada estambre está formado generalmente por un pedúnculo o ***filamento*** que lleva en su ápice una ***antera*** (fig. 10-1, *A-C*). El filamento puede ser muy corto o faltar por completo, pero en muchos casos es alargado. La antera puede estar firmemente sujeta por su base al filamento ***(implantación basal)*** o cercana al centro, permitiendo un movimiento de balanceo ***(antera versátil)*** (fig. 10-1, *B, C*), o de otros modos distintos.

Vista por fuera, una antera consta generalmente de dos lóbulos alargados unidos por un tejido que se extiende desde la base hasta la punta de la antera, denominado ***conectivo*** (fig. 10-1, *D, E*). El examen de una sección transversal de una antera madura (fig. 10-1, *D*; 10-3, *A*) muestra cómo cada uno de dichos lóbulos tiene en su interior dos cavidades alargadas, o ***sacos polínicos,*** que contienen los ***granos de polen.*** La capa exterior de células de la pared de cada cavidad es de naturaleza epidérmica. Inmediatamente por debajo de esta epidermis se encuentra una capa de células mayores atravesadas por bandas higroscópicas irregulares. Esta capa se denomina ***endotecio*** y juega un papel importante en la dehiscencia de la antera. Próxima a ella se encuentran varias capas medias de células que en la antera madura suelen estar aplanadas y, por último, próximo a la propia cavidad, se halla el resto de un tejido nutritivo denominado ***tapete.*** En el lugar donde se encuentran las paredes de las dos cavidades adyacentes, las células exteriores especializadas reciben el nombre de ***células labios.*** En la madurez la antera se hiende por las células labios. El tejido situado entre ambas cavidades desaparece y las dos cavidades quedan reunidas en una sola. Entonces el polen queda libre saliendo a través de la hendidura longitudinal situada a cada lado de la antera (fig. 10-1, *E*). No obstante, en algunos casos, el polen es expulsado a través de hendiduras o poros terminales como ocurre en *Solanum;* mediante aberturas situadas en prolongaciones tubulares de los sacos polínicos como en *Vaccinium;* o en valvas con charnela como en *Sassafras* y *Berberis.* En las flores con polinización anemófila, como son muchas gramíneas, los

Escaneado con CamScanner

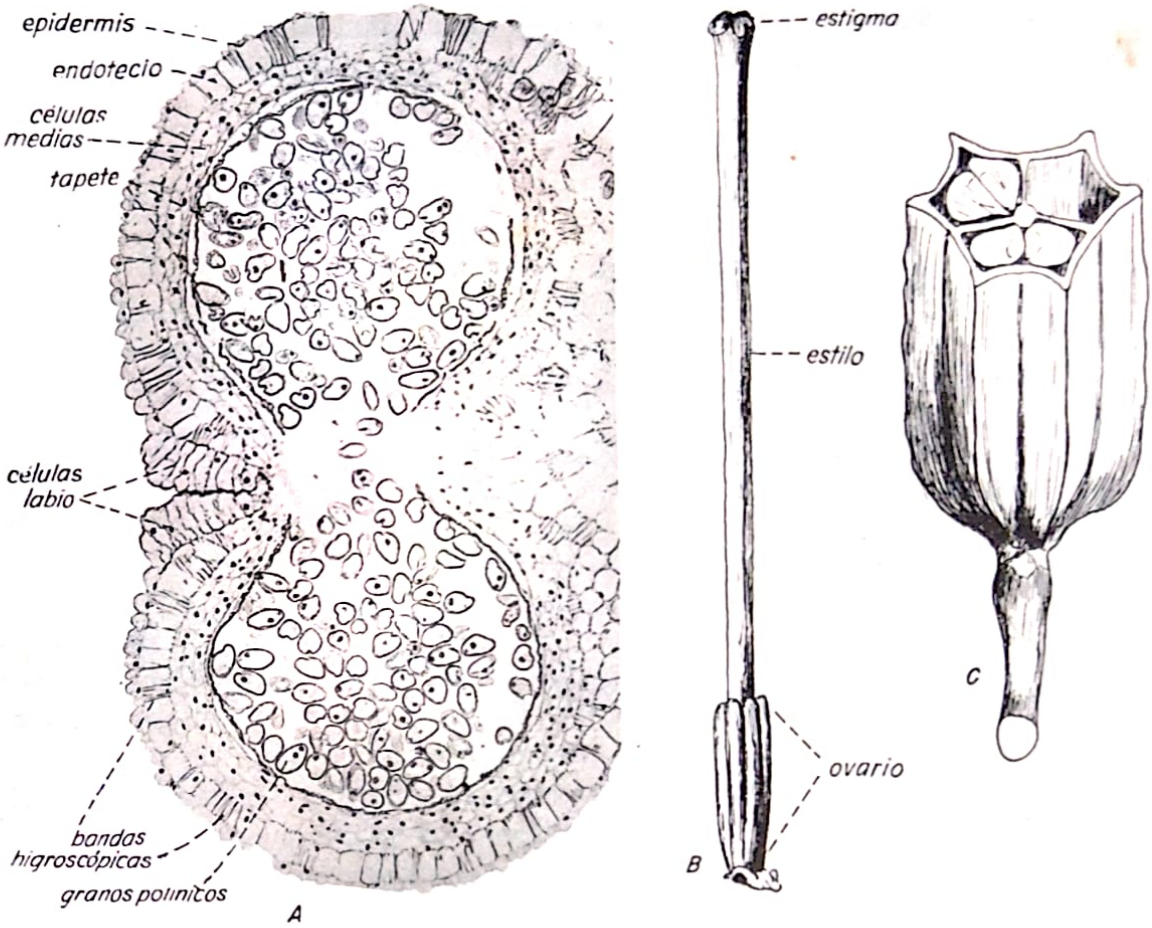


FIG. 10-3. *A*, microfotografía de la mitad de una antera de lirio con los granos de polen a punto de ser expulsados. Las dos cavidades que contienen los granos de polen se han convertido en una sola por ruptura del tejido que las separaba. La liberación del polen se realiza mediante la separación de las células labio. *B*, pistilo compuesto del lirio, aumentado. *C*, ovario aumentado del lirio, casi maduro, seccionado para que puedan observarse las tres partes de que consta, cada una de ellas con un lóculo con dos hileras de óvulos. Se han quitado los óvulos de uno de los lóculos. *(B y C por Christian Hildebrandt.)*

filamentos se alargan considerablemente en la madurez, por lo que las anteras quedan exentas por fuera del tejido floral circundante.

Pistilos. Los pistilos son las partes centrales de las flores perfectas y de las pistiladas. En su forma ordinaria un pistilo consta de tres partes (fig. 10-3, *B*): la parte basal ensanchada que constituye el ***ovario,*** el ápice es el ***estigma,*** y la parte situada entre ambos constituye el ***estilo.*** El ovario contiene uno o más ***óvulos,*** que más tarde se convertirán en semillas. En su forma más sencilla el pistilo se considera como una hoja especializada que produce óvulos, hallándose la hoja enrollada y sus márgenes o bordes unidos de manera que encierran completamente a los óvulos. Una hoja simple, portadora de óvulos de esta clase, se denomina ***carpelo.*** Si el pistilo está formado por uno solo de estos carpelos, se dice que es un ***pistilo sencillo;*** si está compuesto por dos o más carpelos, recibe el nombre

Escaneado con CamScanner

de ***pistilo compuesto.*** La flor del botón de oro común *(Ranunculus)* tiene pistilos sencillos; los lirios tienen flores con un pistilo compuesto, formado por tres carpelos.

En un pistilo compuesto, los estilos de los carpelos individuales pueden estar separados en toda su longitud, o bien pueden estar unidos formando una ***columna estilar.*** Incluso en este último caso, la naturaleza compuesta del pistilo se evidencia por el número de lóbulos o divisiones del estigma.

El estigma recibe los granos de polen que llegan a él trasportados por diversos medios. Está provisto frecuentemente de un líquido estigmático pegajoso y puede estar dotado de ganchos o depresiones, de pelos muy delgados rígidos o de glándulas, todo ello encaminado a facilitar la recepción del polen. A veces el estilo es muy alargado, elevando al estigma por encima de las restantes partes florales. A veces falta el estilo, como ocurre en la flor del tulipán, en cuyo caso el estigma es sésil sobre el ovario.

La sección transversal de un ovario revela la presencia de una o más cavidades carpelares o ***lóculos*** (frecuentemente denominadas celdas), en las cuales están contenidos el óvulo o los óvulos (fig. 10-3, *C*). En general cada carpelo tiene su propio lóculo y, por consiguiente, en un pistilo compuesto existen generalmente tantos lóculos como carpelos, ya que las paredes contiguas de los carpelos individuales forman frecuentemente divisiones en el ovario. Sin embargo, en algunos casos, estas divisiones no se establecen y el ovario puede presentar una sola cavidad o lóculo, incluso tratándose de un pistilo compuesto.

La parte del ovario donde están sujetos los óvulos se denomina ***placenta***, y la manera como se distribuyen los óvulos en el ovario recibe el nombre de ***placentación.*** Las placentas se encuentran generalmente sobre las superficies unidas enrolladas del carpelo. Por consiguiente, en un pistilo sencillo, los óvulos pueden presentarse en una doble fila vertical a lo largo de uno de los lados del ovario o implantarse aisladamente en la parte superior, en los lados, o en la parte inferior del ovario. La posición de las placentas en los pistilos compuestos varía con la estructura del ovario. Cuando las placentas se sitúan en el eje central de un ovario plurilocular, como en el lirio (fig. 10-3, *C*; 10-4, *A*, *E*), la placentación es ***axil.*** En los pistilos compuestos, en los que existe una sola cavidad o lóculo, las placentas pueden hallarse sobre la pared del ovario, como en algunas especies de *Drosera* y de *Ribes*, en cuyo caso se denomina *placentación* ***parietal*** (figura 10-4, *F*), o puede existir un eje central sobre el que están implantados todos los óvulos. Este tipo de placentación se denomina placentación ***central libre*** (fig. 10-4, *G*, *H*) y se encuentra en el clavel y en la primavera.

El número de óvulos contenido en un sólo ovario varía desde uno, como en las flores del trigo sarraceno, a varios centenares, como en el tabaco y en la amapola.

Morfología y disposición de las partes florales. *Simetría floral.* En muchas flores como el lirio (fig. 10-1, *A*) los miembros de cada verticilo son todos

Escaneado con CamScanner

iguales entre sí y están dispuestos radialmente alrededor de un eje central. Una flor de este tipo se denomina ***regular*** o ***actinomórfica*** ya que presenta ***simetría radial.*** Cuando se corta verticalmente una flor de este tipo según un plano cualquiera de los que pasan por el centro, las dos mitades resultantes son simétricas como imágenes de un espejo. En otras flores, como la alverjilla, la boca

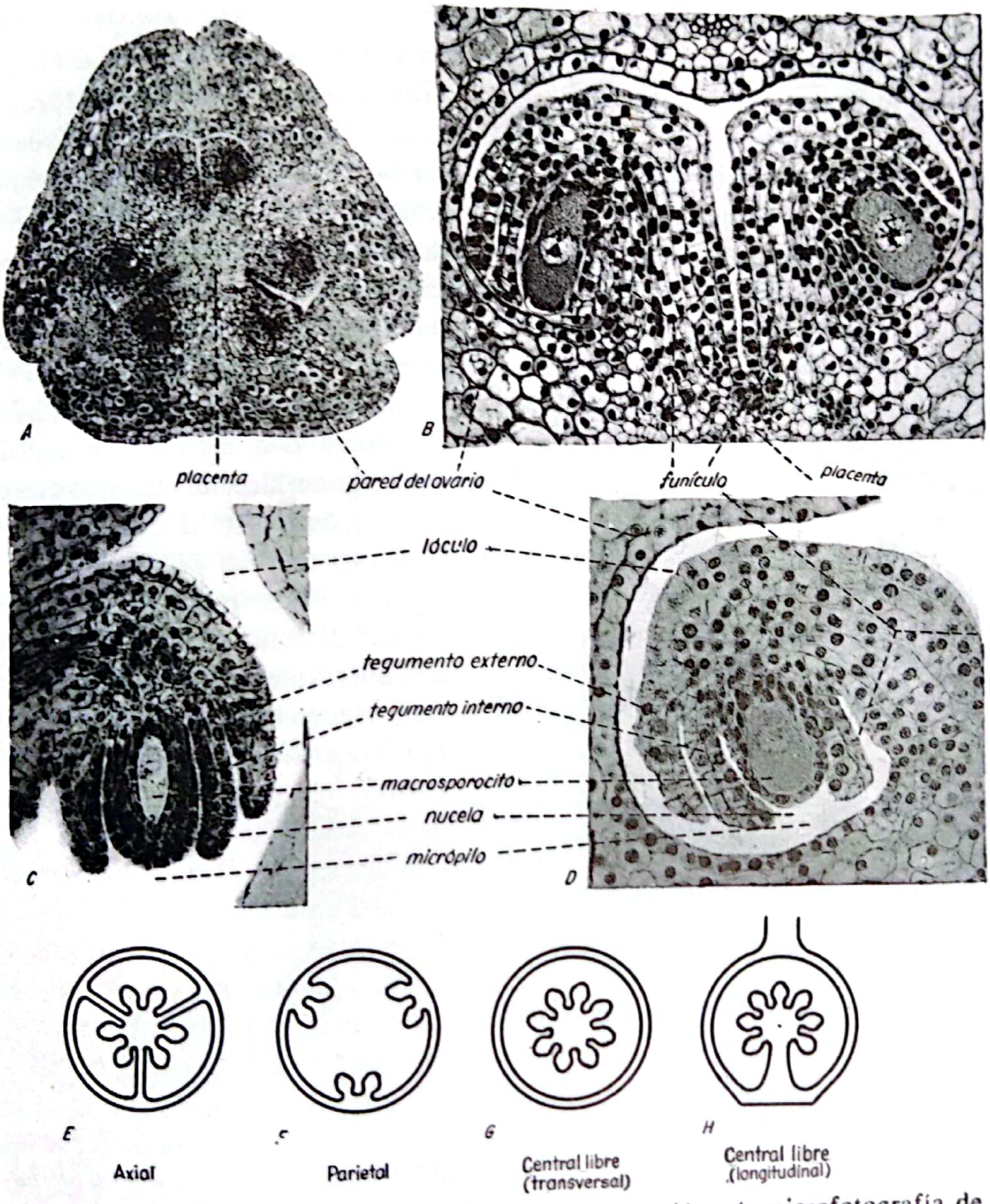


FIG. 10-4. Estructura del ovario y del óvulo; placentación. *A*, microfotografía de una sección transversal de ovario de lirio, mostrando la placentación axil con dos filas de óvulos en cada uno de los tres lóculos; *B*, vista aumentada de un lóculo del ovario representado en *A*, mostrando dos óvulos, cada uno con una célula madre de la macrospora o macrosporocito; *C*, ovario de *Fuchsia* mostrando su estructura; *D*, ovario de lirio mostrando su estructura; *E-H*, tipos de placentación. *(Microfotografías de D. A. Kribs.)*

Escaneado con CamScanner

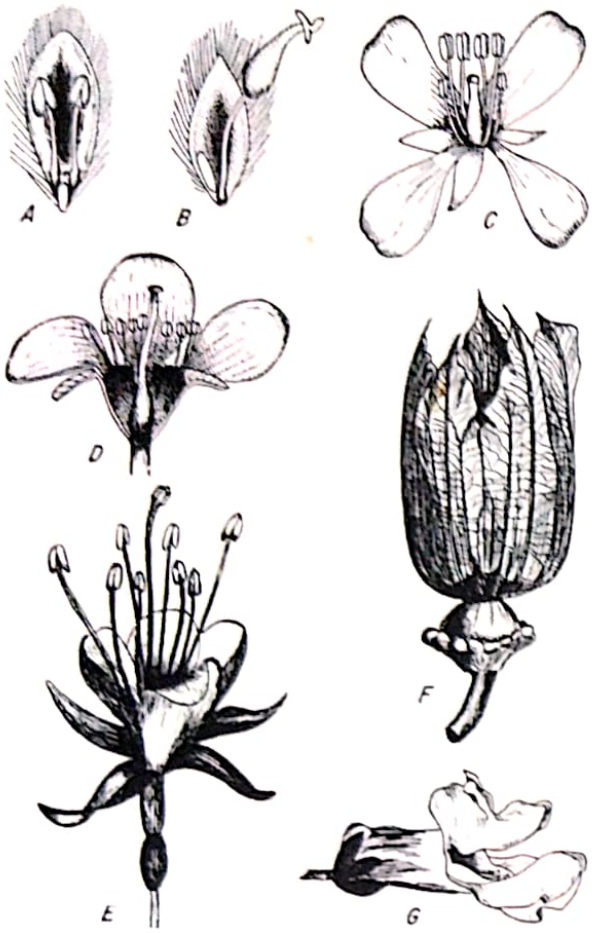


FIG. 10-5. Distintos tipos de flores. *A*, flor estaminada de sauce, formada por dos estambres que nacen en la axila de una bráctea escamosa peluda; *B*, flor pistilada de sauce formada por un pistilo único pedunculado que nace en la axila de una bráctea peluda; *C*, flor hipógina de *Cardamine; D*, flor perígina del cerezo; *E*, flor epígina de *Fuchsia; F*, flor epígina de calabaza; *G*, flor cigomorfa de boca de dragón *(A-D, reproducciones de dibujos de Edna S. Fox, por Christian Hildebrandt; E-G, por Christian Hildebrandt.)*

de dragón (fig. 10-5, *G*), y en las violetas, uno o más pétalos, y frecuentemente también sépalos y estambres, son diferentes de los demás. Una flor de este tipo sólo puede cortarse según un solo plano si se quieren obtener mitades simétricas. En tal caso se dice que la flor es ***irregular***, o ***cigomórfica***, y tiene ***simetría bilateral.*** Con menor frecuencia, algunas de las partes de la flor están dispuestas en espiral. Así, en el botón de oro, los estambres y pistilos presentan disposición espiralada pero los sépalos y los pétalos guardan disposición radial. En este caso se considera también que la flor presenta simetría radial. En las flores con disposición espiralada existe generalmente un número grande o definido de dichas partes.

Unión de las partes florales. En algunas flores todas las partes están unidas directamente al receptáculo y son enteramente libres unas de otras. Así, pueden estar separados los sépalos ***(polisepalia),*** los pétalos ***(polipetalia),*** los estambres y los pistilos. En otras los miembros de un verticilo pueden estar más o menos unidos entre sí, presentando la llamada ***coalescencia.*** Ésta puede afectar a los sépalos ***(sinsepalia*** o ***gamosepalia),*** pétalos ***(simpetalia*** o ***gamopetalia),*** estambres y pistilos. En las flores gamosépalas, las bases de los sépalos están unidas generalmente de tal modo que forman una copa o ***cáliz tubular.*** De manera análoga, en las flores gamopétalas puede formarse una ***corola tubular,*** y en algunos cosas pueden coexistir la corola y el cáliz tubulares. Los estambres pueden estar unidos por sus filamentos formando un solo haz ***(monadelfos),*** dos ***(diadelfos)*** o varios ***(poliadelfos),*** como ocurre en los miembros de las *Malvaceae, Leguminosae* y *Tiliaceae*, respectivamente, o pueden hallarse unidas las anteras ***(singenesia)*** como en las Compuestas. La unión de los pistilos ***(sincarpia)*** se presenta en flores con pistilos compuestos.

Escaneado con CamScanner

Todavía en otros tipos de flores, los miembros de un verticilo pueden estar más o menos unidos con los miembros de otro verticilo, condición que recibe el nombre de ***adnación.*** Así, los estambres pueden estar unidos a los pétalos como en las flores de la familia de la patata y en muchas otras plantas. En unos pocos casos, como en las orquídeas, los estambres están unidos por sus bases, formando una copa o ***tubo floral (hipantio).*** En algunos casos, el receptáculo puede formar parte del tubo floral. El tubo floral recibe a menudo el nombre de cáliz tubular, pero este término debería restringirse a los casos en los que sólo el cáliz presenta esta disposición.

Hipoginia, periginia y epiginia. Según sea la posición aparente de las restantes partes de la flor en relación con el ovario u ovarios, las flores pueden ser ***hipóginas, perígínas*** o ***epígínas.*** En las flores ***hipóginas*** los estambres, los pétalos y los sépalos están implantados en el receptáculo por debajo de los ovarios de los pistilos y no guardan ninguna conexión con ellos (figs. 10-1, *A*; 10-5, *C*). Cuando se da esta disposición se dice que el ovario es ***supro.*** Este calificativo se aplica tanto a las flores con muchos pistilos separados, como el botón de oro, como a las que poseen un solo pistilo (sencillo o compuesto), como en los guisantes y otras legumbres, que tienen un solo pistilo, sencillo, y en los lirios (fig. 10-1, *A*), que tienen un pistilo compuesto.

En las flores ***perígínas*** existe un tubo floral o hipantio. Dentro de este tubo o formación cistiforme, pero independiente de él se encuentra el pistilo o los pistilos. Los sépalos, pétalos y estambres parecen arrancar del margen o borde del tubo floral, pero en realidad, lo hacen del receptáculo por debajo de los ovarios de los pistilos. Por consiguiente, los ovarios quedan en posición superior como en las flores hipóginas. La flor del cerezo (fig. 10-5, *D*) es un buen ejemplo de este tipo.

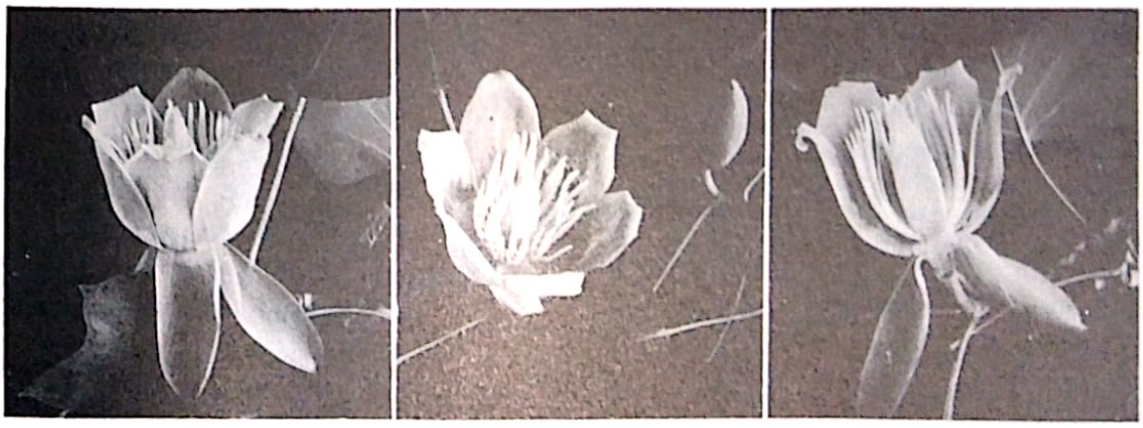


FIG. 10-6. Flor relativamente primitiva del tulipero *(Liriodendron tulipifera),* miembro de la familia Magnoliaceae, en la que se observan los numerosos pistilos separados dispuestos en espiral sobre un eje floral alargado y los numerosos estambres en número indefinido. Los sacos polínicos nacen sobre la superficie de los estambres. Los tres sépalos y los seis pétalos presentan disposición cíclica.

Escaneado con CamScanner

En las flores perígínas de la saxifraga, la parte inferior del ovario está unida al tubo floral.

En las flores ***epíginas*** existe también un tubo floral, pero en este caso, el tubo floral está unido — adnato — a la pared del ovario, de manera que las restantes partes florales parecen estar implantadas en la parte superior del ovario (figs. 10-5, *E*, *F*; 11-6, *A*). En este caso se dice que el ovario es ***ínfero.***

Existen en realidad muchos casos intermedios entre la hipoginia y la periginia y entre la periginia y la epiginia.

Estructura floral primitiva y avanzada. Se cree que las primeras flores debían asemejarse a un cono, o estróbilo, consistente en un eje alargado en un número indefinido de estambres y pistilos separados y dispuestos espiralmente. Puesto que los botones de oro y las magnolias (fig. 10-6) presentan muchas de estas características, se cree que representan este tipo primitivo. Los progresos en la evolución floral están caracterizados por los rasgos siguientes.

1) *Disposición verticilada o cíclica de las partes de la flor.* En las flores de este tipo el eje floral está muy reducido y las partes florales aparecen dispuestas en verticilos o círculos (figs. 10-1, *A*; 10-2). En el botón de oro común y en el tulípero (fig 10-6), los sépalos y los pétalos son cíclicos, pero los estambres y los pistilos presentan la disposición esparcida más primitiva.

2) *Número reducido y definido de partes florales.* En los tipos más primitivos de flores existen generalmente un número elevado e indefinido de partes florales (fig. 10-6). Los tipos más avanzados poseen números más reducidos y definidos de las mismas (figs. 10-1; 10-5, *E*). En los miembros más superiores de las dicotiledóneas, el número de cada una de las partes es generalmente dos o cinco o múltiplos de estos números, mientras que en las monocotiledóneas es generalmente de tres o múltiplo de tres. Las flores más avanzadas tienen también pocos verticilos o ciclos Así, en muchos miembros de la famllia del brezo existen cinco verticilos, uno de sépalos, otro de pétalos, otro de pistilos y dos de estambres. En las floxías e ipomeas existen sólo cuatro verticilos, por tener un solo verticilo de estambres. Los sauces (fig. 10-5, *A*, *B*) tienen las partes florales muy reducidas.

Un grado elevado de reducción en las partes florales la presentan las gramíneas, en muchas de las cuales existen flores imperfectas constituidas únicamente por estambres o sólo por un pistilo. En la avena (fig. 10-7) y otras gramíneas, el perianto está constituido por dos o tres pequeñas formaciones escamosas denominadas ***lodículas,*** situadas en la base del ovario. Existen generalmente tres estambres y un único pistilo compuesto formado por tres carpelos, uno solo de los cuales es funcional. Existen dos (raras veces tres), estigmas plumosos y dos estilos cortos. El ovario tiene un solo lóculo y contiene un óvulo único. Se cree que las gramíneas representan la cumbre de una línea evolutiva de las monocotiledóneas.

Escaneado con CamScanner

3) *Diferenciación del periantio.* La diferenciación del periantio en cáliz y corola ocurrió probablemente en un momento muy temprano de la evolución floral. Actualmente esta condición del periantio se encuentra en lo que se consideran los tipos más primitivos de flores (p. ej., el botón de oro), así como también en muchas de las formas superiores (la mayoría de las familias de las dicotiledóneas). En los lirios (fig. 10-1) y en otras monocotiledóneas existe escasa diferencia entre sépalos y pétalos, siendo todos ellos muy aparentes y con frecuencia intensamente coloreados. Esta condición es considerada por algunos como más avanzada que aquélla en que el cáliz es verde y la corola más diferenciada y vistosa (fig. 10-5, *C*, *D*, *G*). En algunas flores falta por completo el periantio, condición que se cree derivada por reducción a partir de otras con periantio.

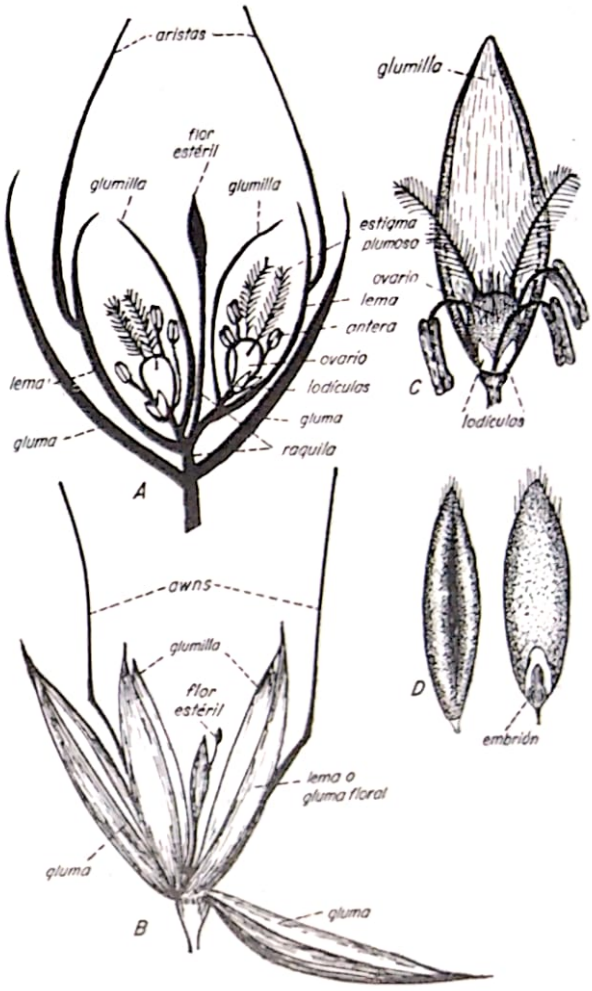


FIG. 10-7. Estructura de una flor de gramínea, la avena (*Avena sativa*). *A*, representación esquemática de una espiguilla de avena con dos flores fértiles y una estéril; *B*, una sola espiguilla aumentada; *C*, flor aumentada con la glumilla en la parte posterior; *D*, grano de avena o cariópside, después de quitar la lema y la glumilla; el de la derecha muestra el lado del embrión.

4) *Coalescencia y adnación de las partes florales.* Todos los órganos florales de las flores primitivas están completamente separados unos de otros (fig. 10-6). En las formas más desarrolladas, los miembros del mismo ciclo están unidos (fig. 10-5, *G*). Atendiendo a la coalescencia de las partes que constituyen el periantio, las dicotiledóneas se subdividen a veces en dos grupos principales, las ***arquiclamídeas*** o ***coripétalas***, en las que los elementos del cáliz y de la corola están separados unos de otros y el periantio está pobremente desarrollado, y las ***metaclamídeas*** o ***simpétalas***, en las que los pétalos están unidos constituyendo una corola gamopétala. La adnación, o fusión de los miembros de diferentes ciclos, se cree asimismo que es un carácter avanzado.

5) *Periginia o epiginia, contrapuesta a la hipoginia.* En general, la hipoginia (fig. 10-1, *A*) se considera más primitiva que la periginia (fig. 10-5, *D*) y la

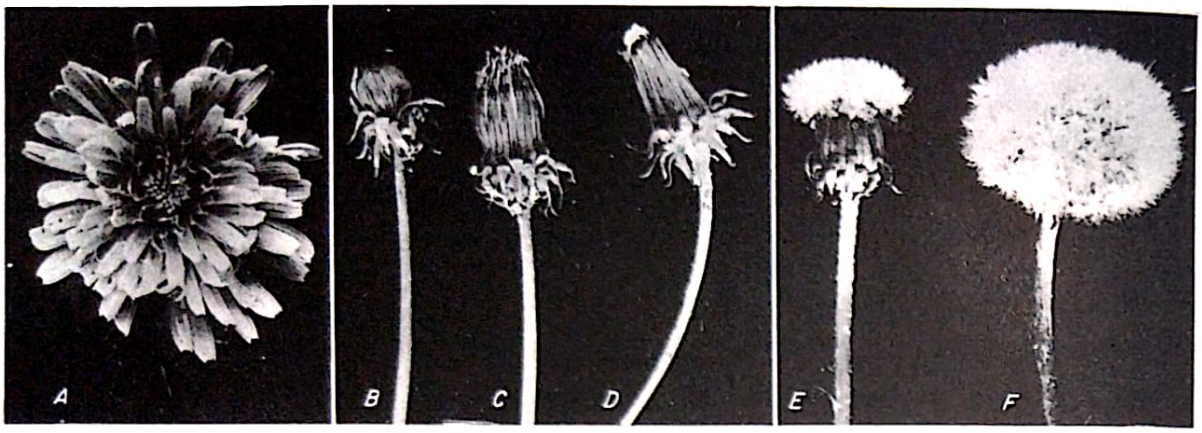


FIG. 10-8. Una flor de compuesta, el diente de león. *A*, inflorescencia abierta (cabezuela); *B-D*, la cabezuela rodeada por brácteas involucrales, en sucesivos períodos próximos durante la maduración de las flores y de los frutos; *E*, la cabezuela comienza a abrirse mientras los frutos van madurando; *F*, frutos listos para la diseminación.

epiginia (fig. 10-5, *E*, *F*), siendo ésta la más elevada. La hipoginia se presenta en el botón de oro, clavel, mostaza y legumbres. Muchos miembros de la familia de las rosáceas tienen flores perígenas. La epiginia se presenta en las flores de los miembros de la familia de las orquídeas, de la zanahoria, y de las compuestas.

6) *Irregularidad o simetría bilateral respecto a la regularidad o simetría radial.* La simetría bilateral (fig. 10-5, *G*) se considera generalmente como una

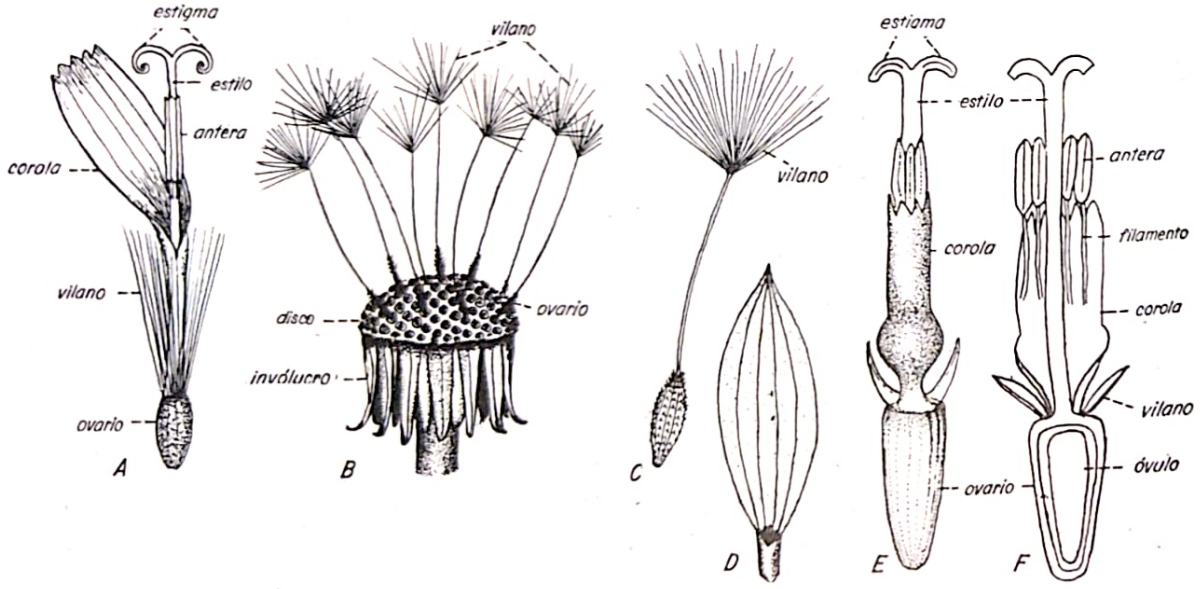


FIG. 10-9. Estructura floral en las compuestas. *A-C*, detalles de la flor y del fruto del diente de león; *A*, flor de diente de león aislada de la cabezuela; el vilano se cree que corresponde al cáliz; *B*, cabezuela de diente de león después de la diseminación de muchos de los frutos; *C*, fruto aislado; *D-F*, detalles de una flor aislada de girasol separada de la cabezuela; *D*, radio floral marginal estéril, formado exclusivamente por la corola; *E*, flor del disco; *F*, flor del disco con la corola abierta longitudinalmente con objeto de observar la fijación de los estambres y el ovario seccionado verticalmente mostrando el único óvulo. *(Dibujado por Edna S. Fox.)*

Escaneado con CamScanner

condición más avanzada que la simetría radial (fig. 10-1, *A*) y se encuentra en los miembros superiores tanto de las monocotiledóneas como de las dicotiledóneas. La simetría bilateral en las flores está frecuentemente correlacionada con un grado elevado de especialización en relación con la polinización entomófila.

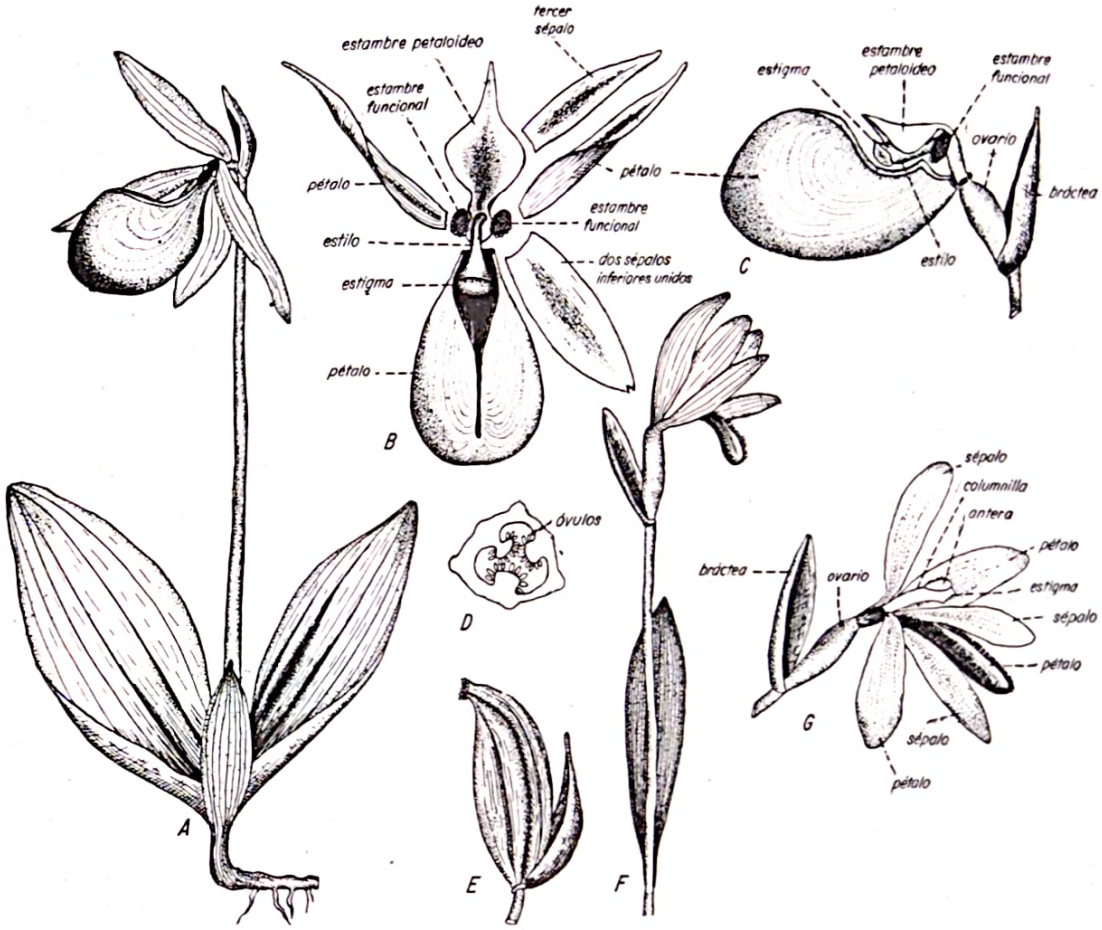


FIG. 10-10. Estructura de las flores de orquídeas. *A-E*, flor mocasín *(Cypripedium acaule); A*, planta entera en flor; *B, C*, flor disecada mostrando las diversas partes, *B*, vista de frente, y *C*, lateralmente, con los sépalos y dos pétalos quitados; *D*, sección transversal del ovario; *E*, fruto maduro; *F-G*, rosa pogonia *(Pogonia ophioglossoides); F*, parte superior de la planta con flor terminal; *G*, la flor. *(Dibujado por Edna S. Fox.)*

Los miembros de la familia del girasol (Compuestas) (figs. 10-8, 10-9), que representan uno de los niveles superiores de desarrollo del reino vegetal, presentan la mayoría de los caracteres avanzados anteriormente mencionados. Entre ellos, figura la reducción en el número de las partes florales, la coalescencia y adnación de las mismas, la epiginia y la simetría bilateral.

En muchas familias de las angiospermas, las flores pueden ser muy avanzadas en algunos aspectos y primitivas en otros. Así, las mentas presentan todos los rasgos avanzados salvo que sus flores son hipóginas; las orquídeas (fig 10-10).

Escaneado con CamScanner

consideradas generalmente entre las monocotiledóneas más avanzadas, presentan el rasgo relativamente primitivo de tener los pétalos separados. Muchas otras combinaciones de características avanzadas y primitivas se presentan en otros grupos. Además, algunos grupos de angiospermas, que primeramente se consideraron como primitivos y antiguos, se cree ahora que son reducciones de otros tipos con muchas partes florales. Entre ellos figuran las *Amentiferae* (portadoras de amentos) que comprenden las hayas, robles, castaños, nogales americanos, nogales, abedules, sauces, chopos y alisos. Las espadañas y gramíneas, plantas pertenecientes a las monocotiledóneas, se cree también que presentan flores reducidas.

Una exposición detallada de las posibles líneas de desarrollo en la evolución floral, queda por fuera de la finalidad de este libro.

Desarrollo de flores sobre el tallo. Las flores pueden considerarse como un grupo de hojas especializadas formadas en el extremo de un tallo. El desarrollo floral es semejante al desarrollo del extremo de un tallo vegetativo y, en las fases muy tempranas es muy difícil de separar del crecimiento vegetativo usual. Las flores pueden formarse en el ápice del tallo principal o en el de ramas laterales. Las flores aparecen en forma de yemas, bien como yemas florales separadas, o como partes de una yema mixta.

El primordio foliar que encierra en su axila el punto de origen de una flor puede o no desarrollarse para dar lugar a una hoja. Si lo hace así, y en la inflorescencia se encuentran hojas, son generalmente de menor tamaño que las restantes, recibiendo el nombre de ***brácteas.*** A veces estas brácteas son grandes, vistosas, y están dispuestas apretadamente de manera que constituyen la parte más aparente de la flor siendo fáciles de confundir con los pétalos, como en la brocha india *(Castilleja),* en el cornejo hembra, y *Poinsettia.* La barcia de las gramíneas está formada por brácteas de cuya axila nacen las flores o grupos de flores, y la parte en forma de embudo (espata) del lirio de agua es una bráctea única.

Los diversos órganos florales se originan en una secuencia definida en el ápice del tallo floral. Generalmente el origen de las partes florales sigue una disposición acrópeta: sépalos, pétalos, estambres, pistilos. En algunos casos esta seriación sufre variaciones. En algunas flores, por ejemplo, el origen de los pétalos sigue a la formación de las otras partes. No sólo las partes de una flor se originan según una disposición definida, sino que la intensidad relativa de su desarrollo, a partir del origen, es completamente específica. Los pétalos, por ejemplo, pueden originarse antes que los estambres y a pesar de ello desarrollarse con mucha mayor lentitud.

En el borde externo del receptáculo, los primordios de los sépalos aparecen primeramente como pequeñas protuberancias de tejido meristemático en cierto número de puntos correspondientes al número de sépalos que habrán de formarse (fig. 10-11). Estos puntos de tejido meristemático se disponen circularmente

Escaneado con CamScanner

en la periferia del receptáculo. El alargamiento y diferenciación que se realizan en estas regiones meristemáticas darán lugar a la formación de los sépalos. Los miembros de los otros verticilos florales se originan de manera semejante y gradualmente van adquiriendo su aspecto definitivo. El pistilo o pistilos ocupan la región central y, por consiguiente, el crecimiento apical del eje central se detiene generalmente con su desarrollo. En este desarrollo de la flor, las partes coalescentes en la madurez estarán unidas desde los comienzos de su desarrollo. De manera semejante, las adnaciones están presentes desde el comienzo. Los términos «unido», «coalescente», «fusionado» y otros análogos, aplicados a las partes florales, no significan que estas partes estuviesen primeramente separadas en las flores en que se presentan, aun cuando sea posible que estuviesen separadas en los remotos antepasados de dichas flores.

Inflorescencias. Las flores o bien nacen aisladas, como los tulipanes, o bien en ramilletes, como en la boca de dragón. La parte floreciente de una planta, constituida por una o más flores, y especialmente el modo de disponerse dichas flores, recibe el nombre de ***inflorescencia.*** El eje central de una inflorescencia alargada se denomina ***raquis,*** y el tallo primario que soporta la inflorescencia recibe el nombre de ***pedúnculo.*** Si este tallo o pedúnculo surge del suelo y está

FIG. 10-11. Origen de las partes florales en *Capsella*. *A*, sépalos, *s*, primera aparición en forma de pequeños abultamientos al lado del ápice del tallo; *B*, primera aparición de los estambres, *est; C*, primordios de sépalos y estambres aumentados; *D*, primera aparición de los carpelos, *ca*; *E*, sépalos, estambres y carpelos creciendo; *F*, esquema de una sección longitudinal a través de una porción mayor del apice del tallo, en este estadio se observa la primera aparición de los primordios de los pétalos, *p*; *G*, todas las partes creciendo.

Escaneado con CamScanner

total o parcialmente desprovisto de hojas, recibe el nombre de ***escapo.*** Los tallos de las flores individuales de una inflorescencia se denominan ***pedicelos.***

Se distinguen generalmente dos clases principales de inflorescencias, las denominadas ***indeterminadas,*** en las que las flores se hallan en las axilas de hojas, o brácteas, originándose a partir de yemas axilares, y las ***determinadas,*** en que las flores se originan a partir de yemas terminales y, por consiguiente, se hallan en el extremo de un tallo o rama. Algunas plantas como la lila y el castaño de India, poseen inflorescencias que combinan estos dos tipos, por lo que a veces reciben el nombre de inflorescencias ***mixtas.*** En las plantas con inflorescencias indeterminadas, la yema terminal puede seguir creciendo y prolongando el tallo indefinidamente como en la hierba moneda, pero generalmente ello no ocurre así. Entre las inflorescencias de tipo indeterminado, están la ***espiga,*** el ***amento,*** el ***espádice,*** la ***cabezuela,*** el ***racimo,*** la ***panícula,*** la ***umbela*** y el ***corimbo.*** Las flores terminales solitarias de algunas especies y la ***cima*** son ejemplos de tipos de inflorescencia determinadas. Estos diversos tipos se representan esquemáticamente en la figura 10-12.

Las diferentes clases de inflorescencias no siempre se distinguen con facilidad, ni siempre pueden distinguirse con certeza entre las determinadas o las indeterminadas.

CLASES DE INFLORESCENCIAS

Inflorescencias indeterminadas

1. ***Espiga.*** Flores sentadas sobre un eje más o menos alargado, como en el llantén común.
2. ***Amento.*** Tipo escamoso de espiga, frecuentemente colgante, formado generalmente por flores estaminadas o pistiladas, característico de los robles, sauces, álamos, abedules, y especies afines.
3. ***Espádice.*** Espiga o cabezuela carnosa con flores pequeñas, generalmente imperfectas, de ambos tipos, corrientemente rodeada por una hoja envolvente o vaina, denominada espata, como en el lirio de agua.
4. ***Cabezuela.*** Agrupación densa de flores sentadas o casi sentadas sobre un eje muy corto, como en el diente de león, girasol, y otras compuestas.
5. ***Racimo.*** Flores que nacen sobre un eje alargado en pedicelos de longitud más o menos igual como en la bolsa de pastor y en el lirio de los valles.
6. ***Panícula.*** Inflorescencia algo parecida al racimo en la que los pedicelos están ramificados siendo estas ramificaciones portadoras de flores, y la ramificación un tanto irregular, como en *Yucca* y muchas gramíneas.
7. ***Umbela.*** Inflorescencia en la cual todos los pedicelos arrancan de un punto común, como ocurre en la cebolla. Las umbelas compuestas, como en la zanahoria, son más frecuentes.

Escaneado con CamScanner

8. ***Corimbo.*** Semejante a un racimo pero con los pedicelos de las flores decreciendo en longitud desde la base hasta el ápice del eje floral, resultando de ello una agrupación de flores abierta, con la parte superior aplanada o convexa como en el carraspique.

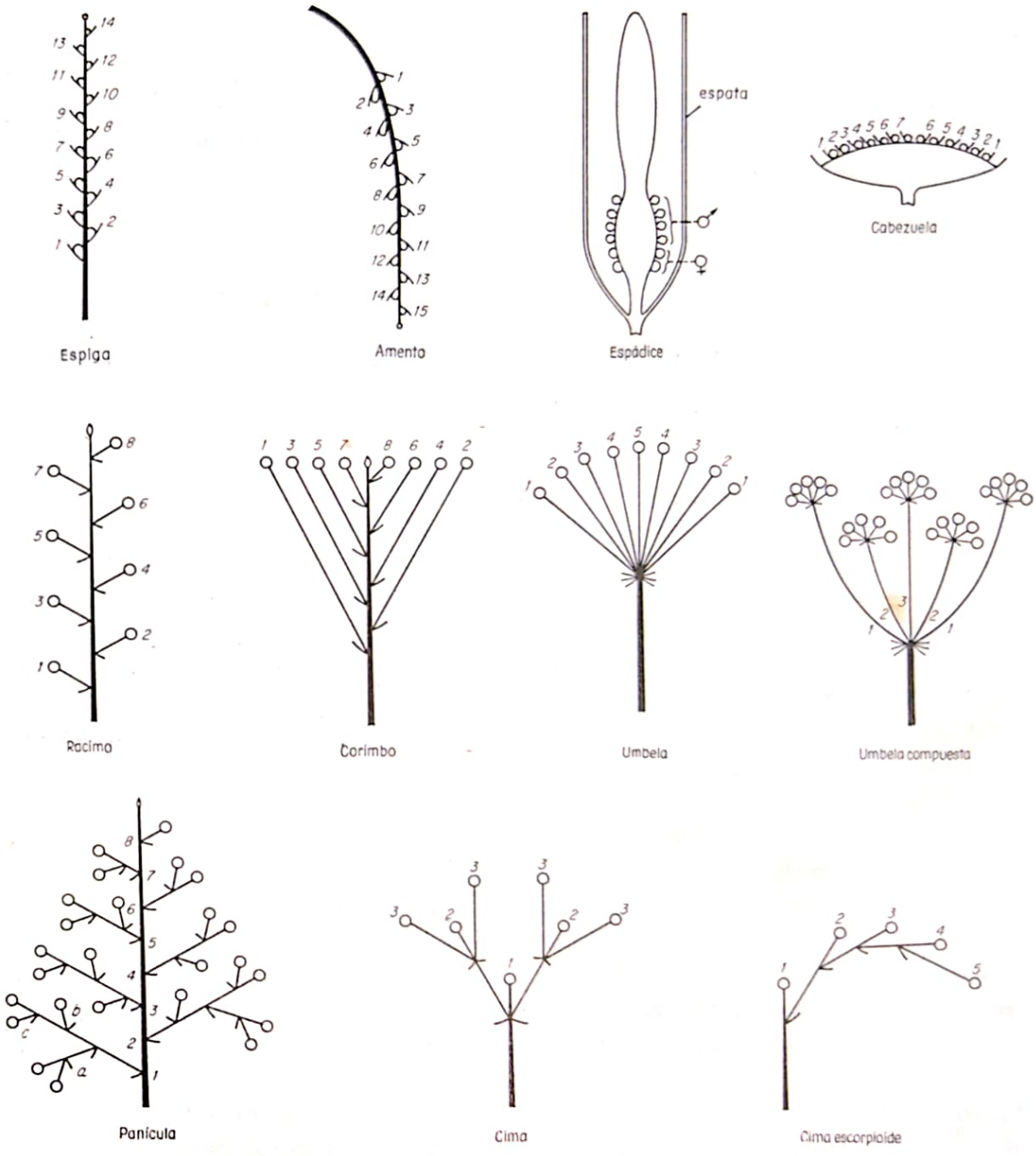


FIG. 10-12. Esquemas de los diferentes tipos de inflorescencias. Las flores se representan mediante pequeños círculos y las brácteas por medio de trazos ligeramente curvados. Las figuras indican la secuencia usual de la abertura de las flores, el número 1 es la que primero se abre.

INFLORESCENCIAS DETERMINADAS

1. ***Cima.*** Las flores se originan en yemas terminales, formando frecuentemente grupos con la parte superior aplanada o convexa en la cual las flores centrales florecen primero como en algunos miembros de la familia del clavel y de la hierba de San Juan.

2. ***Cima escorpioidea.*** Cima en la cual la mitad de la inflorescencia no se desarrolla, constituyéndose por ello un eje unilateralmente enrollado con las flores situadas en el lado convexo del raquis, como ocurre en algunos miembros de la familia de la borraja.

REPRODUCCIÓN FLORAL

Descritas las partes de la flor en el apartado precedente, queda ahora por estudiar la intervención de la flor en la reproducción sexual de la planta. Con este fin estudiaremos sucesivamente el desarrollo del polen, la polinización, el desarrollo de los óvulos, la fecundación, el desarrollo del embrión y del endospermo, y por último, la formación del fruto y de las semillas.

Desarrollo de los granos de polen. La antera contiene generalmente cuatro cavidades alargadas, o sacos polínicos, en los que se forman los granos de polen. Un examen de dichas cavidades cuando la antera es todavía joven, generalmente mientras está en reposo en la yema floral, revela la presencia de múltiples células algo redondeadas denominadas ***células madre de las microsporas*** o ***microsporocitos.*** Cada una de las células madre de las microsporas, mediante dos divisiones sucesivas, forma cuatro células, o ***microsporas*** (fig. 10-13, *A*, *F*). Las células madres de la microspora poseen el mismo número de cromosomas que las células ordinarias de la planta. Este número se denomina generalmente número ***diploide,*** o $2N$..

El proceso de división que tiene lugar en la formación de las microsporas se denomina ***meiosis*** (véase pág. 392) y en el transcurso de la misma tiene lugar la reducción del número de cromosomas al número ***haploide,*** o $1N$, que es la mitad del diploide. Por consiguiente las microsporas son estructuras unicelulares que poseen únicamente la mitad del número de cromosomas característico de las restantes células de la planta. Las cuatro microsporas se separan mutuamente y cada una de ellas adquiere una forma característica distinta de la de las demás especies vegetales. La superficie externa de las microsporas puede presentar espinas, arrugas o pliegues, o puede variar de diferentes modos según las distintas especies. Aproximadamente en el momento en que tiene lugar la apertura (dehiscencia) de la antera, el núcleo único de la microspora se divide por mitosis, formando un ***núcleo generativo*** y un ***núcleo del tubo*** (fig. 10-13, *G*), cada uno

Escaneado con CamScanner

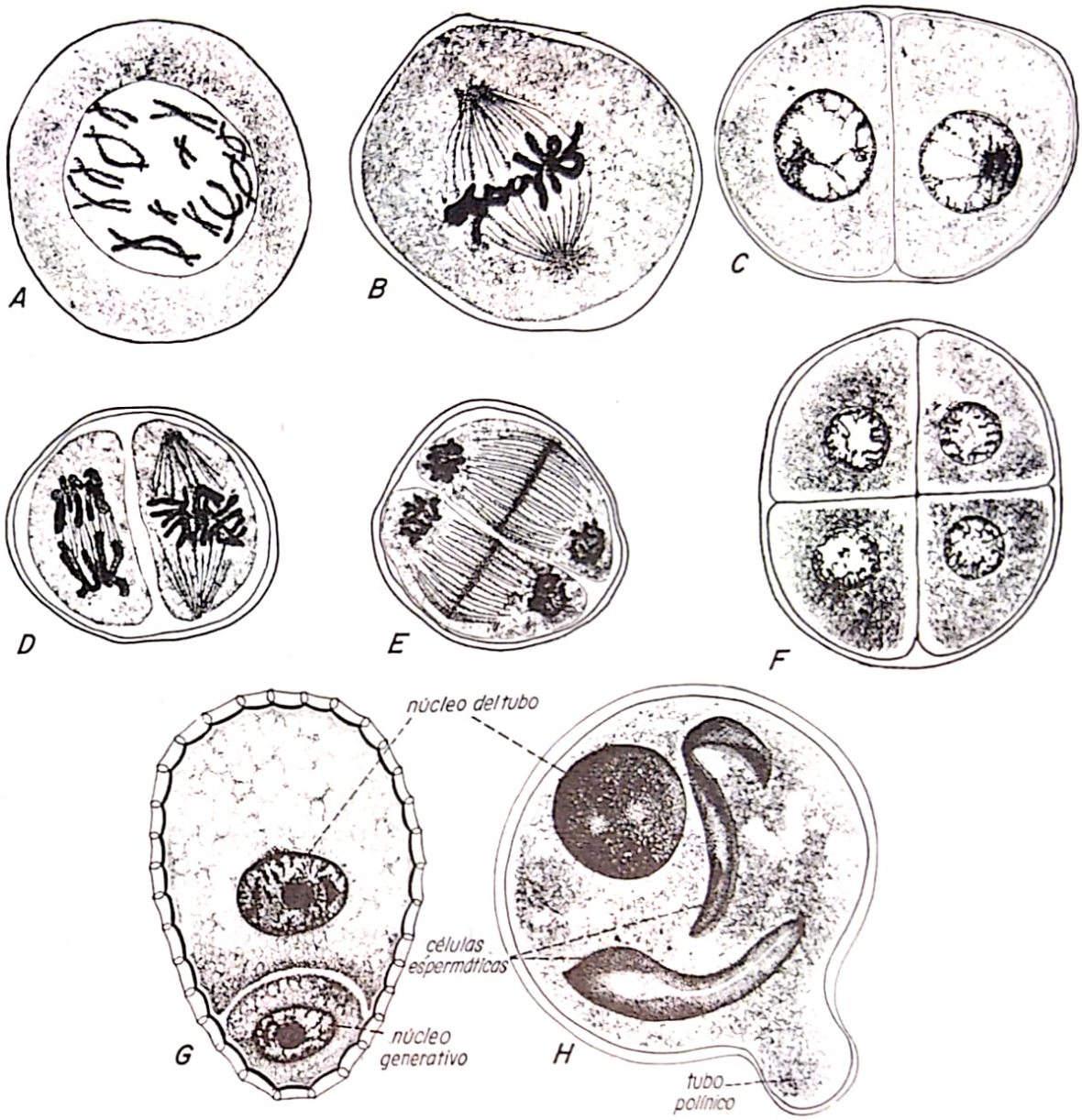


FIG. 10-13. Maduración de las microsporas y germinación de los granos de polen. *A*, profase, y *B*, metafase, de la primera división meiótica de la célula madre de la microspora diploide (2*N*); *C*, diada; *D*, metafase y anafase de la segunda división; *E*, telofase de la segunda división; *F*, tetrada resultante de microsporas haploides (1*N*); *G*, grano de polen de lirio; *H*, fase temprana de la germinación de un grano de polen de crisantemo (*G* y *H*, *dibujados por Helen D. Hill.*)

de los cuales tiene el número de cromosomas haploide o 1*N*. Con ello las microsporas se han convertido en granos de polen y son expulsados de la antera. Generalmente cada antera produce centenares de granos de polen.

Polinización. Una vez que los granos de polen han sido expulsados de la antera, son diseminados por varios factores. Algunos de ellos pueden, de una u

otra manera, alcanzar finalmente el estigma de un pistilo de la misma o de otra flor. *Esta transferencia del polen desde la antera al estigma recibe el nombre de* ***polinización.*** La polinización termina una vez que el grano de polen ha alcanzado el estigma. Las plantas se dice que realizan la ***autopolinización*** cuando el polen pasa desde una antera a un estigma de la misma flor o a un estigma de otra flor de la misma planta; en cambio, en la ***polinización cruzada*** el polen de una planta alcanza el estigma de una flor de otra planta. Las especies dioicas realizan forzosamente la polinización cruzada. Las especies monoicas y las plantas con flores perfectas pueden realizar ambos tipos de polinización. Muchas, como los guisantes, el tabaco y muchas gramíneas, practican comúnmente la autopolinización. Sin embargo, otras presentan dispositivos mediante los cuales realizan la polinización cruzada cuando sería posible en ellas la autopolinización. Así, el estigma puede ser receptor antes de que haya madurado el polen de la misma flor; las anteras pueden madurar y expulsar el polen antes de que los estigmas de la misma flor sean receptores; la flor puede estar construida de tal modo que exista escasa probabilidad de que el polen pueda ser depositado sobre un estigma de la misma flor; la flor puede ser estéril para su propio polen debido a una inhibición o bien de la germinación o bien del desarrollo del tubo polínico hacia los óvulos de la misma flor.

Para asegurar el transporte del polen pueden intervenir distintos agentes. El viento, el agua, la gravedad, los insectos, o incluso los pájaros pueden intervenir en dicho transporte. Muchas gramíneas y muchos árboles se polinizan mediante el viento (polinización anemófila). Las flores de estas plantas son generalmente poco visibles y suelen carecer de nectarios, produciendo grandes cantidades de polen seco, pulverulento. Los estigmas son frecuentemente plumosos o muy ramificados. Los granos de polen de algunas plantas con polinización anemófila miden alrededor de 0,025 mm de diámetro, y a veces, como ocurre en los pinos, están provistos de alas que favorecen mucho el transporte mediante las corrientes de aire. Estos granos de polen pueden recorrer grandes distancias impulsados por el viento. Sin embargo, la distancia que pueden alcanzar no es tan importante como el período que pueden permanecer viables cuando son transportados de este modo. En condiciones ordinarias, el polen permanece viable únicamente durante un período de tiempo relativamente corto que va desde unos pocos días a varias semanas. Algunas plantas acuáticas, como los nenúfares, elevan sus flores por encima del agua con objeto de facilitar su polinización mediante el viento o los insectos. Otras *(Anacharis)* forman sus flores en la misma superficie del agua, en posición tal que el polen es fácilmente arrastrado hacia ellas por la superficie.

En conjunto, las plantas con semillas dependen probablemente más de los insectos que de cualquier otro procedimiento para realizar la polinización. Muchas flores irregulares son polinizadas con mayor eficiencia por parte de los insectos. Su organización implica generalmente una forma tal de la flor y una

Escaneado con CamScanner

posición de los nectarios que hacen que el insecto quede empolvado con el polen que luego transportará al estigma de la siguiente flor que visite. Muchas de estas flores pueden ser polinizadas únicamente por ciertas clases de insectos. Así, el abejorro es el único agente polinizador altamente efectivo del trébol rojo. Flores como la boca de dragón, en las que la garganta de la corola está casi cerrada, pueden ser abiertas únicamente por insectos de tamaño considerable que aterricen sobre el labio inferior de la flor. La flor de *Yucca* puede ser polinizada únicamente por la mariposa *Pronuba*, la cual, al propio tiempo, deposita sus huevos en el ovario entre los óvulos, algunos de los cuales servirán más tarde de alimento a las larvas recién nacidas. Las mariposas y los pájaros moscas intervienen activamente en la polinización cruzada en algunos casos especiales. La abeja común es uno de los insectos polinizadores más activos.

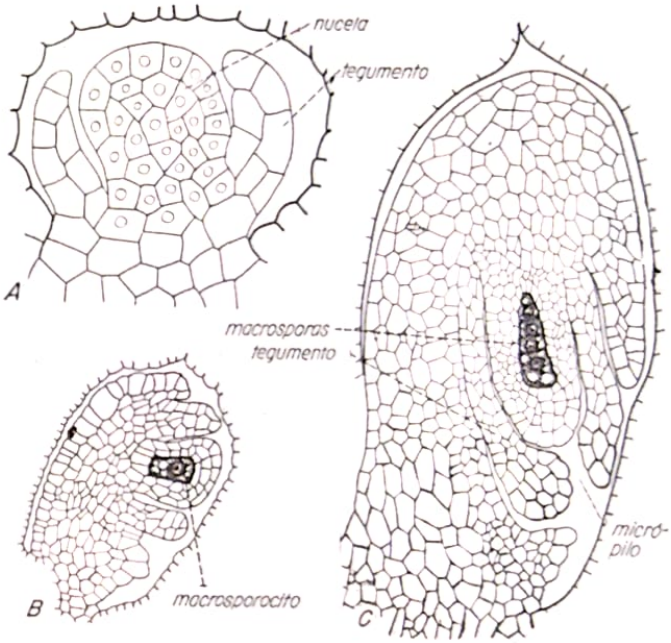


FIG. 10-14. Óvulos jóvenes de *Carex*. *A*, óvulo muy joven con la nucela y los tegumentos indiferenciados; *B*, óvulo con los tegumentos; la célula madre de la macrospora (macrosporocito) se ha diferenciado dentro de la nucela; *C*, óvulo con tegumentos y micrópilo. Cuatro macrosporas dispuestas linealmente se han desarrollado como resultado de las divisiones de maduración en el macrosporocito. *(Dibujado por Helen D. Hill.)*

Desarrollo de los óvulos. Un ovario puede contener uno o más óvulos. Cada óvulo se origina separadamente de la placenta como una eminencia diminuta domiforme, denominada nucela (figura 10-14, *A*). La ***nucela*** es una formación pluricelular, y en su superficie externa, algo por debajo de su ápice, se desarrollan pronto uno o más anillos de tejido denominados ***tegumentos.*** Los tegumentos prosiguen su desarrollo y recubren por completo a la nucela exceptuando una pequeña abertura tubular denominada ***micrópilo*** (figs. 10-4; 10-14, *C*). El extremo del óvulo, donde está localizado el micrópilo, se denomina porción o extremo micropilar. El extremo opuesto es el extremo funicular del óvulo que está sujeto a la placenta por una formación a modo de pedúnculo denominada ***funículo*** (figura 10-4), a través del cual pasa generalmente un solo haz vascular que se extiende hasta la base de la nucela. Por encima del nivel donde se originan los tegumentos, la nucela y los tegumentos se distinguen con facilidad. Pero allí donde estas partes se unen, su identidad se pierde. Esta región donde se verifica la unión de estas partes se denomina la ***chalaza.***

Escaneado con CamScanner

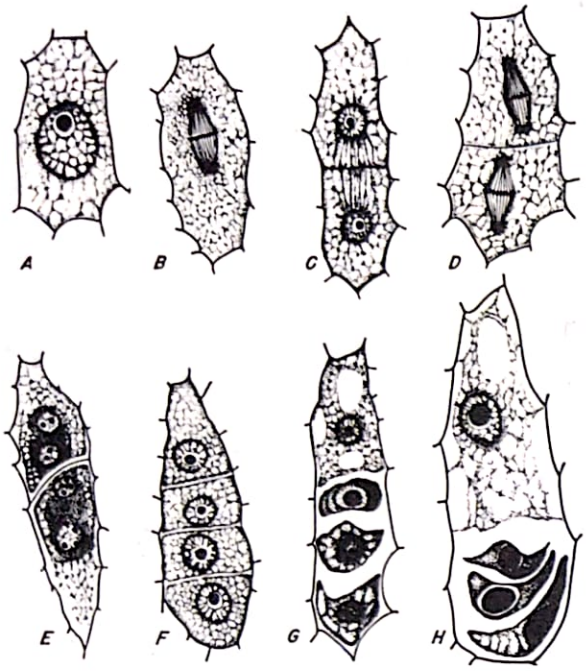


FIG. 10-15. Desarrollo de las macrosporas de *Carex*. *A*, la célula madre de la macrospora correspondiente al óvulo representado en la figura 10-14, *B*; el núcleo posee una dotación diploide (2*N*); *B-F*, división meiótica de la célula madre de la macrospora que determina la formación de cuatro macrosporas haploides (1*N*), en *F*; *G*, *H*, aumento de tamaño de la macrospora funcional y desintegración temprana de las restantes macrosporas no funcionales situadas hacia el extremo micropilar (inferior) del óvulo.

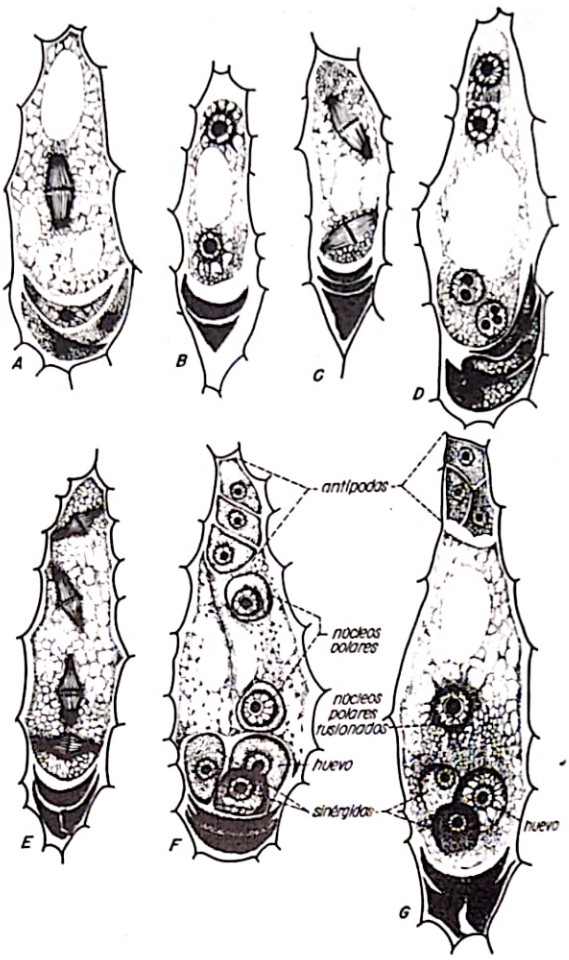


FIG. 10-16. Desarrollo del gametofito femenino de *Carex*. Comenzando por la letra *G* de la figura 10-15, tres de las cuatro macrosporas han degenerado; *A-E*, división mitótica de la macrospora funcional haploide en dos, cuatro, y finalmente en *F*, ocho núcleos haploides, tres de ellos antipodales, dos polares, dos sinérgidos y un núcleo del huevo; *G*, núcleos organizados en el gametofito femenino maduro.

Antes de que los tegumentos hayan encerrado la nucela, aparece generalmente dentro de ésta una sola célula grande denominada ***célula madre de la macrospora,*** o ***macrosporofito*** (fig. 10-4), la cual mediante la meiosis, consistente en dos divisiones sucesivas durante las cuales el número de cromosomas se reduce a la mitad, da origen a una fila de cuatro células denominadas ***macrosporas*** (figs. 10-14, *C*; 10-15, *A-F*), cada una de las cuales posee el número haploide de cromosomas (1*N*). La nucela con las macrosporas en ella encerradas constituye el ***macrosporangio.*** La formación de las macrosporas en el interior del macrosporangio, recibe el nombre de ***macrosporogénesis.*** El desarrollo subsiguiente, en el que interviene una o más de las cuatro macrosporas, se denomina ***macrogametogénesis*** y termina con la formación del ***gametofito femenino*** o ***macrogametofito,*** con el macrogameto o huevo.

Escaneado con CamScanner

El desarrollo del gametofito femenino (macrogametofito) a partir de las macrosporas puede realizarse de distintas maneras. Quizás el desarrollo gametofítico más común es el que se realiza con intervención de una sola macrospora (monospórico), pero en algunos casos son dos (bispórico) e incluso cuatro (tetraspórico) las que pueden intervenir en la constitución del macrogametofito. En el tipo de desarrollo monospórico, muy frecuentemente la macrospora basal, la más alejada del micrópilo, comienza inmediatamente a crecer y se convierte en la macrospora funcional. A partir de esta macrospora se desarrollará el gametofito femenino (macrogametofito). Las otras tres macrosporas se desintegran gradualmente y pierden su identidad.

Al crecer el óvulo, la macrospora funcional sufre tres divisiones nucleares a consecuencia de las cuales se forman ocho núcleos. De ellos, cuatro se disponen hacia el extremo micropilar del óvulo y cuatro hacia el funicular o chalazar (fig. 10-16). Uno de los núcleos de cada grupo se desplaza hacia el centro del óvulo. Son los ***núcleos polares.*** Los tres núcleos que permanecen en el extremo chalazal del óvulo dan lugar a las células denominadas ***antípodas*** y que regularmente no realizan ya ningún ulterior desarrollo. De los otros tres, situados hacia el extremo donde se encuentra el micrópilo, uno constituye el ***macrogameto*** o ***huevo,*** y los otros dos constituyen las denominadas ***sinergidas*** (ayudantes). En muchos casos las sinérgidas se desintegran pronto. El conjunto constituido por las tres antípodas, los dos núcleos polares, un huevo y dos sinérgidas es el ***gametofito femenino*** (macrogametofito). El gametofito femenino es, efectivamente, una planta femenina muy reducida (fig. 10-16, *G*).

Al desarrollarse el macrogametofito, algunas partes del óvulo son reemplazadas y regularmente reabsorbidas. La mayor parte o toda la nucela, incluida la epidermis, puede ser destruida. En este caso, el gametofito femenino está rodeado por tejido tegumentario.

Fases preparatorias de la fecundación. Cuando un grano de polen alcanza un estigma

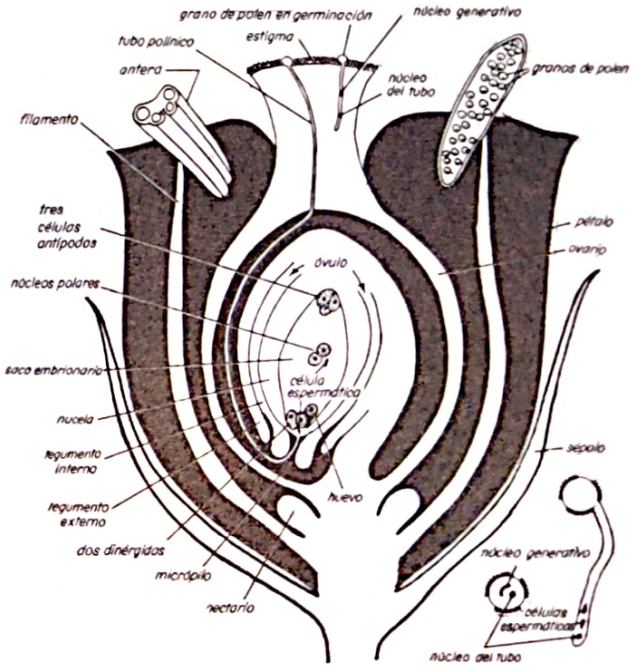


FIG. 10-17. Diagrama de la sección de una flor en el que se observa la germinación de los granos de polen (gametofito masculino) y el gametofito femenino (saco embrionario) en el momento de la fecundación. *(Cortesía de F. D. Kern de The Essentials of Plant Biology, Harper & Brothers, Nueva York, 1947.)*

Escaneado con CamScanner

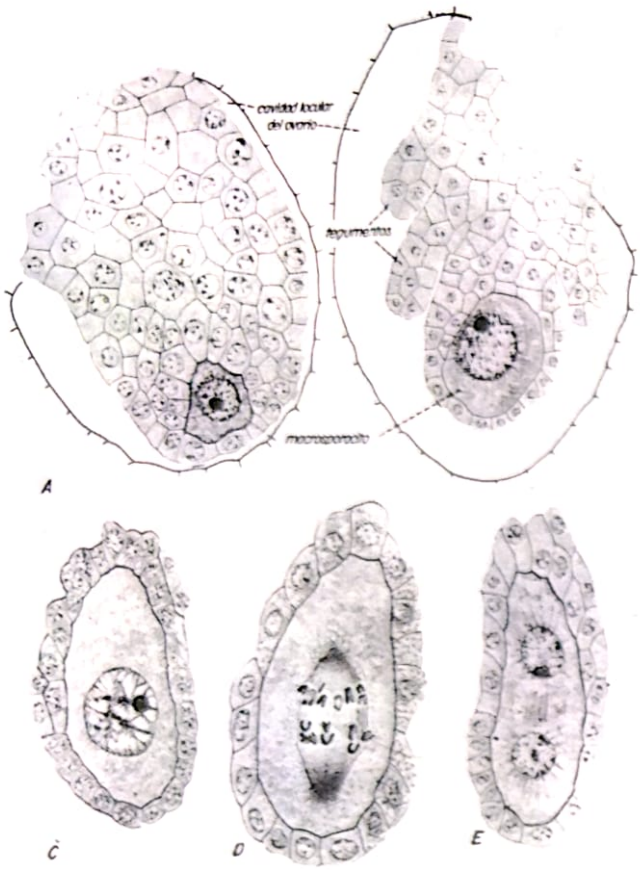


FIG. 10-18. El óvulo y la célula madre de la macrospora (macrosporocito) de *Lilium*. *A*, sección longitudinal del joven óvulo en la cavidad locular; la célula madre de la macrospora diferenciada como una gran célula subepidérmica; *B*, óvulo ligeramente mayor con los tegumentos desarrollándose, la célula madre de la macrospora aumenta de tamaño; *C*, célula madre de la macrospora creciendo; *D*, *E*, primera división (meiótica) de la célula madre de la macrospora diploide (2*N*) que conduce al estadio de dos núcleos, *E*, del gametofito femenino en desarrollo.

receptivo, germina produciendo un tubo delgado denominado ***tubo polínico***, que atraviesa la pared del grano de polen por un lugar en que ésta es delgada y penetra en el tejido del estigma, abriéndose paso hacia abajo a lo largo del estilo (fig. 10-17). El estilo puede estar vacío, pero más frecuentemente está constituido por tejido compacto, en cuyo caso el tubo polínico penetra en él segregando enzimas que van disolviendo el tejido del estilo a medida que el tubo polínico va avanzando. Muy poco después (y a veces antes) de que el grano de polen germine, el núcleo generativo se divide para formar dos ***gametos masculinos*** o ***células espermáticas*** (también denominados microgametos) (fig. 10-13, *H*). Estas dos células espermáticas, junto con el núcleo del tubo y la mayor parte del citoplasma, se desplazan hacia el extremo del tubo polínico a medida que éste va creciendo. Finalmente, el tubo polínico penetra por el micrópilo del óvulo, atraviesa el tejido de la nucela y alcanza finalmente al gametofito femenino (figura 10-17).

El grano de polen germinado, con el núcleo del tubo y los dos gametos masculinos, todos ellos haploides, constituyen el ***gametofito masculino maduro***, o planta productora de gametos masculinos. Al alcanzar al gametofito femenino, el tubo polínico engruesa generalmente y se rompe por su extremo, permitiendo el paso a su través a los gametos masculinos o células espermáticas. Una de ellas se dirige hacia el huevo, fusionándose con él. *Esta fusión del espermatozoo y del huevo, y sólo ella*, es la ***fecundación*** o ***singamia***. La célula resultante de esta fusión es el huevo fecundado o ***cigoto***, que se desarrolla para dar lugar al ***embrión*** o planta joven. Puesto que tanto la célula espermática como el huevo son haploides (1*N*), el cigoto resultante de su fusión es diploide (2*N*), es decir, posee dos lotes de cromosomas, uno procedente del proge-

Escaneado con CamScanner

nitor masculino y el otro del femenino. El otro gameto masculino se dirige hacia el centro del gametofito femenino y se fusiona con los dos núcleos polares o con el núcleo resultante de su fusión si ésta se ha realizado ya con anterioridad. El núcleo resultante es triploide (3*N*) y se denomina ***núcleo del endospermo primario***, puesto que dará lugar al tejido nutritivo denominado ***endospermo***. El núcleo del tubo generalmente se desintegra y desaparece.

Para cada óvulo que alcanza la madurez dentro del ovario debe disponerse de un grano de polen. Por ello no es raro encontrar muchos tubos polínicos que se abren paso a lo largo de un mismo estilo. El tiempo que transcurre entre la polinización y la fecundación varía desde unas pocas horas o días en algunas especies hasta más de un año en otras.

Variaciones en los procesos reproductores; el lirio. En el lirio, que constituye uno de los materiales más ampliamente utilizado en el laboratorio, la meiosis que tiene lugar en la división de la célula madre de la macrospora origina cuatro núcleos haploides no separados por membranas celulares (figs. 10-18, 10-19).

Estos cuatro núcleos representan las cuatro macrosporas, y todas cuatro intervienen en el subsiguiente desarrollo tetraspórico del gametofito femenino. Uno

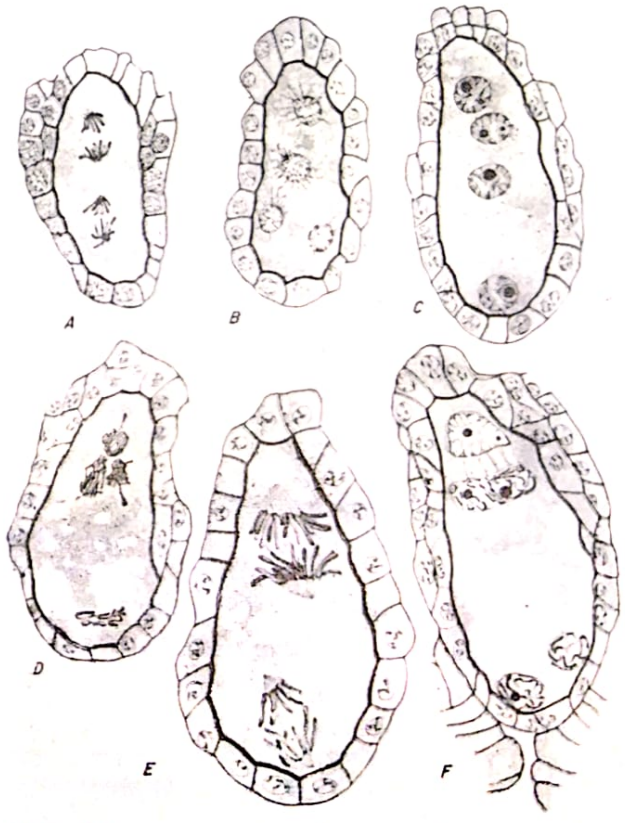


FIG. 10-19. Ulterior desarrollo en *Lilium*, continuación del indicado en la figura 10-18. *A*, *B*, segunda división meiótica con formación de cuatro núcleos haploides (1*N*) que aparecen en *B* representando cuatro macrosporas. Este es el primer estadio tetranucleado. *C*, tres de los núcleos (macrosporas) emigran hacia el extremo chalazal (superior) del «saco embrionario», quedando un solo núcleo en el extremo micropilar (inferior); *D*, los cuatro núcleos en división mitótica. Los husos de los tres núcleos situados en el extremo chalazal (superior) se funden dando lugar a una figura multipolar; *E*, un ulterior del estadio indicado en *D*; el huso de división del extremo chalazal (superior) es el del núcleo triploide (3*N*) resultante de la fusión de los husos de los tres núcleos haploides (1*N*). El huso del extremo micropilar (inferior) es el de un núcleo haploide (1*N*); la diferencia en el número de cromosomas queda de manifiesto; *F*, el segundo estadio tetranuclear, resultante de las divisiones en *D* y *E*. Los dos grandes núcleos del extremo chalazal (superior) del «saco embrionario» son triploides (3*N*), mientras que los dos más pequeños del extremo micropilar son haploides (1*N*). (Los esquemas *C*, *D* y *F han sido dibujados de diapositivas proporcionadas por G. H. Conant.)*

de los cuatro núcleos permanece en el extremo micropilar del gametofito femenino, mientras que los otros tres emigran al extremo funicular o chalazal opuesto (fig. 10-19, *C*). Ello constituye el denominado primer estadio tetranuclear. La fusión de los tres núcleos macrospóricos en el extremo chalazal del óvulo es seguida inmediatamente de la división. Los cromosomas de los tres núcleos quedan reunidos en el mismo huso y se dividen como si se tratase de un núcleo único (fig. 10-19, *D*, *E*). Por consiguiente, los dos núcleos resultantes de esta división mitótica poseen tres veces más cromosomas ($3N$) que los dos núcleos haploides ($1N$) resultantes de la división mitótica del núcleo micropilar. Queda constituido así el segundo estadio tetranuclear (fig. 10-19, *F*), que difiere del primero en que los dos núcleos $3N$ son mayores que los dos núcleos $1N$.

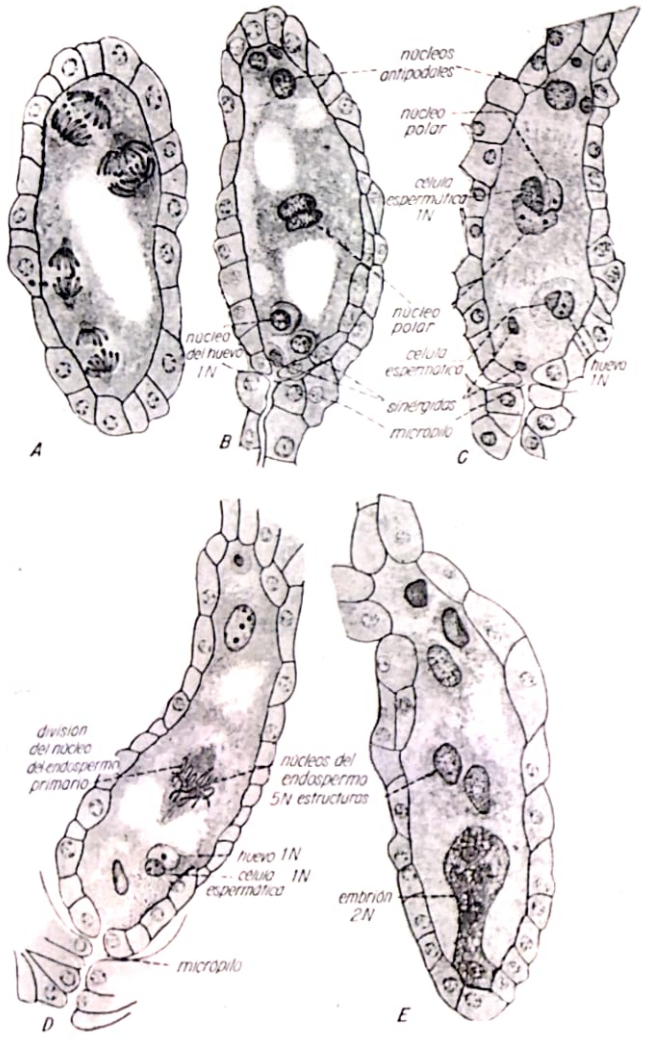


FIG. 10-20. Ulterior desarrollo del gametofito femenino, continuación del indicado en la figura 10-19, y fecundación en *Lilium*. *A*, división mitótica de los cuatro núcleos indicados en la figura 10-19, *F*, de la que resulta el estadio de ocho núcleos, cuatro núcleos triploides en el extremo chalazal y cuatro núcleos haploides en el extremo micropilar del gametofito femenino en desarrollo. *B*, un núcleo triploide del extremo chalazal y otro haploide del micropilar han emigrado hacia el centro. Ambos son los denominados núcleos polares. Los tres núcleos triploides restantes en el extremo chalazal son los antipodales; de los tres núcleos haploides restantes en el extremo micropilar, uno es el huevo y los otros dos las sinérgidas. Todo el conjunto constituye el gametofito femenino maduro. *C*, doble fecundación subsiguiente a la entrada de dos células espermáticas haploides en el gametofito femenino. Una célula espermática se fusiona con los dos núcleos polares para constituir un núcleo pentaploide ($5N$) del endospermo primario; la otra célula espermática se fusiona con el huevo (singamia) para formar el cigoto diploide ($2N$); *D*, división mitótica del núcleo del endospermo primario (en el centro de la figura) o comienzo del desarrollo del endospermo que en el lirio es pentaploide ($5N$); *E*, desarrollo del embrión y del endospermo; el cigoto se ha dividido mitóticamente varias veces para formar el embrión diploide en el extremo micropilar de lo que es ahora el saco embrionario, mientras que varios núcleos pentaploides del endospermo (que aparecen en el centro y en el extremo superior de la figura) son el resultado de sucesivas divisiones mitóticas del núcleo del endospermo primario; las dos sinérgidas y las tres antípodas se han desintegrado. *(B-E, dibujado de unas diapositivas proporcionadas por G. H. Conant.)*

Escaneado con CamScanner

Cada uno de los cuatro núcleos del segundo estadio tetranuclear se divide ahora para formar el gametofito femenino octonuclear. En este estadio existen cuatro núcleos haploides (1*N*) en el extremo micropilar del gametofito femenino y cuatro triploides (3*N*) en el extremo chalazal. Uno de los núcleos triploides (3*N*) del extremo chalazal y otro haploide (1*N*) del extremo micropilar emigran ahora hacia el centro del gametofito. Estos son los núcleos polares. Los tres núcleos haploides que permanecen en el extremo micropilar del saco gametofítico forman el denominado aparato del huevo en el que uno hace las veces de gameto femenino o huevo y los otros dos actúan de sinérgidas. Los tres núcleos antípodas que permanecen en el extremo chalazal del saco gametofítico carecen de función y pronto se desintegran. Esta estructura de siete células, con ocho núcleos, es el gametofito femenino maduro (macrogametofito) (fig. 10-20, *B*).

A continuación de la entrada del tubo polínico en el gametofito femenino, uno de los núcleos masculinos liberados o célula espermática se fusiona con el gameto femenino o huevo. Esta fusión de los gametos constituye la fecundación o singamia. El segundo gameto masculino (microgameto) y los dos núcleos polares se fusionan en una triple unión para dar lugar al núcleo del endospermo primario. De la singamia, o fusión del gameto masculino con el femenino, resulta la formación del cigoto diploide (2*N*). La fusión de los dos núcleos polares, uno con 3*N* y otro con 1*N*, con un gameto masculino haploide forma el núcleo del endospermo primario con 5*N*. Estas dos fusiones se denominan doble fecundación.

Desarrollo del embrión. A continuación de la singamia, el cigoto sufre una serie de divisiones que conducen al desarrollo del ***embrión.*** El gametofito femenino se convierte ahora en el ***saco embrionario,*** o estructura que contiene el embrión. Con raras excepciones, la primera división del cigoto es transversal y las dos células formadas son la célula basal, situada junto al micrópilo, y la célula terminal. En general, el desarrollo subsiguiente da lugar a la formación, a partir de la célula basal, del ***suspensor*** del embrión que une a éste con el saco embrionario. La célula terminal o apical se divide a su vez para producir el embrión propiamente dicho. Con frecuencia, la célula basal se divide transversalmente y la célula terminal longitudinalmente para formar un embrión tetracelular. Ulteriores divisiones de la célula basal añaden células adicionales al suspensor, y las divisiones de la propia célula embrionaria producirán un cuadrante, un octante y otros estadios del propio embrión. El proceso mediante el cual se originan las partes del embrión varía en diferentes grupos de plantas con semillas, pero algunos de los estadios iniciales son esencialmente los mismos.

En *Capsella* (fig. 10-21), que generalmente se escoge como ejemplo del desarrollo del embrión en las dicotiledóneas, la primera división del cigoto produce las células basal y terminal. Una segunda división transversal de la célula basal y una división longitudinal de la célula terminal conducen a la formación de un embrión de cuatro células. Las dos células producidas por la división de la

Escaneado con CamScanner

célula terminal (el propio embrión) se divide dos veces más para dar lugar al denominado estadio octante (ocho células), y la división de cada una de dichas células conduce a la formación de dieciséis células, ocho de las cuales se sitúan hacia el centro del embrión propiamente dicho, de forma más o menos esférica, y las otras ocho quedan por fuera de ellas, rodeándolas. En esencia, el grupo exterior de ocho células dará lugar, durante su desarrollo ulterior, a la epidermis, y el grupo interior originará los tejidos fundamental y cambial de la planta en desarrollo.

Mientras esta parte del embrión se está desarrollando, las células superiores del suspensor se dividen y varias de ellas contribuyen a la formación del extremo de la punta de la raíz del embrión. La célula terminal del suspensor, próximo al micrópilo, generalmente no se divide pero crece para formar una célula vesicular muy visible (fig. 10-21).

El grado de desarrollo del embrión antes de la madurez de la semilla varía mucho según las diferentes plantas. En algunos casos se desarrolla muy poco más allá de un estadio temprano, o proembrional. En otros, se forman todos los órganos del embrión y éste puede ocupar todo el espacio disponible dentro del saco embrionario.

Formación del endospermo. Inmediatamente a continuación de la fecundación y frecuentemente antes de que el embrión inicie su desarrollo, el núcleo del endospermo primario sufre una serie de divisiones mitóticas que conducen al desarrollo de muchos núcleos libres. Más tarde, las membranas celulares se desarrollan entre dichos núcleos. De esta manera se forma un tejido de almacenamiento denominado ***endospermo,*** en el que se almacenan alimentos de reserva para el desarrollo del embrión. En la mayoría de las plantas el endospermo, al crecer, reemplaza a todo el tejido nucelar, pero en unos pocos casos, como en el de ciertos nenúfares, la nucela persiste y forma una parte considerable del óvulo maduro. El propio endospermo puede ser consumido completamente por parte del embrión en su desarrollo o puede permanecer como tejido de almacenamiento. En los guisantes, habichuelas y otras legumbres, el endospermo desaparece por completo antes de que el óvulo madure. En la ipomea, el ricino, y en todas las gramíneas, el endospermo persiste en el óvulo completamente maduro.

Formación del fruto y de la semilla. Mientras tiene efecto el crecimiento del embrión y del endospermo, se realiza también un rápido crecimiento de los otros tejidos del óvulo y aumenta el desplazamiento de alimentos al saco embrionario. Generalmente el óvulo aumenta mucho de tamaño, y en sus tejidos tienen lugar múltiples cambios físicos y químicos. Los tegumentos se expansionan y después se endurecen frecuentemente y se secan. Los alimentos solubles transportados al óvulo se convierten en formas insolubles de almacenamiento. Así los azúcares pueden convertirse en almidón, los aminoácidos en proteínas y los ácidos grasos y la glicerina en grasas y aceites. Disminuye la

Escaneado con CamScanner

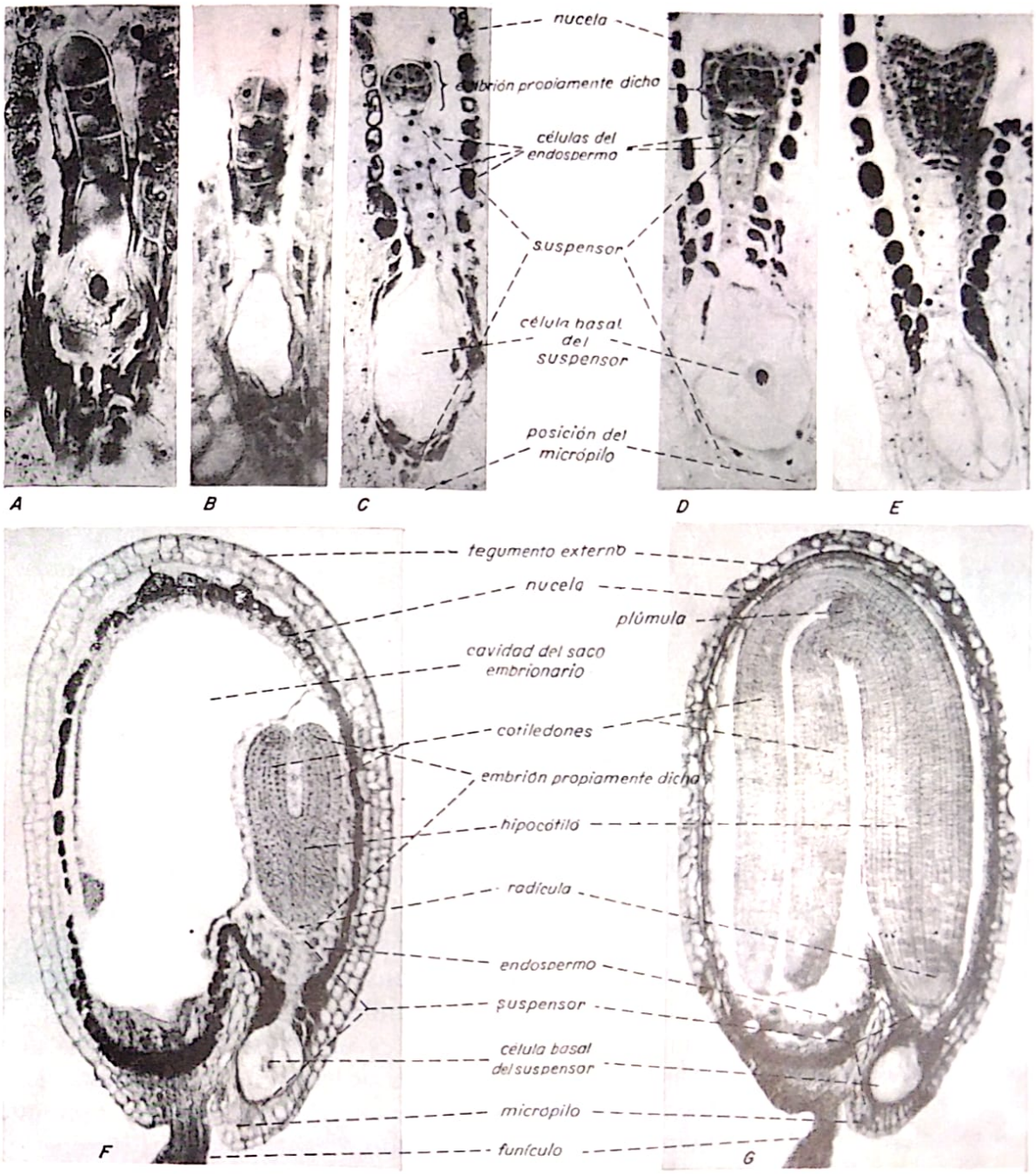


FIG. 10-21. Microfotografías representativas del desarrollo del embrión en *Capsella*; *A*, proembrión; *B-G*, estadios sucesivos con menor aumento; *F*, *G*, secciones longitudinales de óvulos enteros en los que se observa la posición del embrión dentro del óvulo. *(Microfotografías A-E por D. A. Kribs.)*

cantidad relativa de agua en los tejidos y el óvulo pasa gradualmente de una estructura relativamente blanda y suculenta a otra relativamente seca. A medida que avanza este proceso, la actividad fisiológica dentro del óvulo decrece gra-

Escaneado con CamScanner

dualmente y el embrión pasa al estado de reposo. Al madurar el óvulo se transforma en ***semilla,*** en la cual los tegumentos se convierten en cubiertas protectoras de la semilla, y el interior está ocupado por un embrión en reposo junto con el alimento almacenado. Este alimento puede permanecer todavía en el endospermo o puede hallarse completamente almacenado por el embrión.

La fecundación estimula un rápido crecimiento de todo el ovario, así como también de los óvulos. Las partes florales como los estambres, los pétalos y los sépalos, junto con el estilo y el estigma del pistilo, generalmente se marchitan y caen después de que tiene lugar la polinización y la fecundación, aunque en algunas plantas las bases de los estambres, los pétalos y los sépalos o el receptáculo pueden ser estimulados a renovar su crecimiento y desarrollo. En algunos casos el estilo del pistilo puede igualmente conservarse y engrosar. El ovario suele aumentar considerablemente de tamaño y sus tejidos pueden diferenciarse mucho en la producción de partes que intervienen en la protección y en la diseminación de las semillas. El ovario maduro que contiene las semillas, junto con todas las estructuras accesorias desarrolladas a partir del receptáculo y de otras partes, recibe el nombre de ***fruto.*** En el capítulo siguiente se describirán las diferentes clases de frutos.

Cuando no se realiza la fecundación, muere generalmente toda la flor o, como se dice vulgarmente, no «echa fruto». Por tanto, raras veces existen tantos frutos como flores sobre la planta. No obstante, existen algunas plantas que producen frutos aun cuando no se realice la fecundación. Esta propiedad se denomina ***partenocarpia,*** y los frutos así producidos se denominan ***partenocárpicos.*** Entre las plantas que normalmente producen frutos partenocárpicos puede citarse la banana común, la naranja de California, la uva sin semillas y la piña americana. En épocas recientes se ha logrado obtener artificialmente frutos partenocarpicos rociando o aplicando por otros medios, determinados productos químicos (substancias del crecimiento) a los pistilos de las flores o directamente a los ovarios. De esta manera se han conseguido tomates, cohombros, pimientos, melones y otros frutos carentes de semillas (fig. 9-2, 9-3).

El desarrollo de los frutos y de las semillas es un proceso exhaustivo que generalmente inhibe el crecimiento de los órganos vegetativos de la planta. Las plantas anuales mueren poco después de la maduración de los frutos y semillas. En estas plantas sólo las semillas continúan viviendo, perpetuando así la especie.

Escaneado con CamScanner

Recolección a mano de los frutos y semillas de *Cleome spinosa*. *(Fotografía cortesía de la Ferry-Morse Seed Co., Detroit, Mich.)*

11. Frutos, semillas y plántulas

Definición. Se da el nombre de fruto, en Botánica, al ovario maduro con o sin semillas. No obstante, en muchos frutos pueden formar parte de los mismos otras estructuras derivadas de varias partes florales o del eje (receptáculo). Así, en los frutos originados en ovarios ínferos, el hipantio engrosado, o tubo floral, se halla generalmente todavía presente en el fruto. En algunos casos estas estructuras accesorias pueden constituir una parte importante del fruto,

Escaneado con CamScanner

como ocurre en las manzanas y peras. Además, un fruto puede estar constituido por varios ovarios maduros que permanecen juntos formando una unidad e incluso puede estar formado por los ovarios maduros de toda una inflorescencia. Por consiguiente, el ***fruto*** *puede definirse como una estructura constituida por uno o más ovarios maduros junto con cualquier otra estructura accesoria estrechamente asociada a los mismos.*

De la definición de fruto se deduce que la acepción vulgar de la palabra no siempre coincide con la botánica. Así los tomates, cohombros, judías verdes, guisantes, pimientos, calabazas y otros varios que se venden en nuestros mercados, son frutos desde el punto de vista botánico. Además, muchos frutos de una sola semilla, como los de la lechuga, trigo sarraceno, girasol, y granos como el maíz y el trigo, se venden en los mercados como semillas. El hecho de que todos ellos sean ovarios maduros indica claramente que todos estos ejemplos son frutos.

Estructura del pericarpio. La pared madura del ovario en el fruto se denomina ***pericarpio.*** La estructura del pericarpio varía mucho en las diferentes clases de frutos. En algunos pueden distinguirse tres capas diferenciadas, una externa denominada ***exocarpio,*** otra medida que recibe el nombre de ***mesocarpio,*** y otra interior o ***endocarpio.*** El ***exocarpio,*** aunque a veces más complejo, aparece frecuentemente constituido por una sola capa de células epidérmicas, a veces fuertemente cutinizadas y a veces peludas. El ***mesocarpio,*** o capa media, puede ser muy delgado o presentar varios centímetros de espesor. Generalmente posee haces vasculares y en algunos frutos es carnoso. La estructura del ***endocarpio*** varía también mucho en los diferentes frutos; a veces está formado por una sola capa de células y en otras por varias. En algunos frutos el endocarpio es muy consistente o duro, mientras que en otros es carnoso. Estas tres capas están muy diferenciadas en algunos frutos como los melocotones, cerezas y ciruelas, en los que la parte carnosa y comestible del fruto es el mesocarpio. En algunos frutos, particularmente los procedentes de ovarios ínferos el tubo floral puede persistir en el fruto, formando las capas más externas del mismo. En tales casos, el pericarpio puede ser difícil de diferenciar.

CLASES DE FRUTOS

Existen muchas clases de frutos. La estructura de un fruto puede comprenderse únicamente conociendo la estructura de la flor de la que procede. La presencia de estructuras accesorias en un fruto puede enmascarar la verdadera naturaleza del mismo en estado de madurez y puede hacer difícil la clasificación del fruto a menos de que su desarrollo se siga paso a paso a partir de la flor. Incluso en este caso, la interpretación de las estructuras por parte de diferentes investigadores puede motivar dificultades en su clasificación.

Escaneado con CamScanner

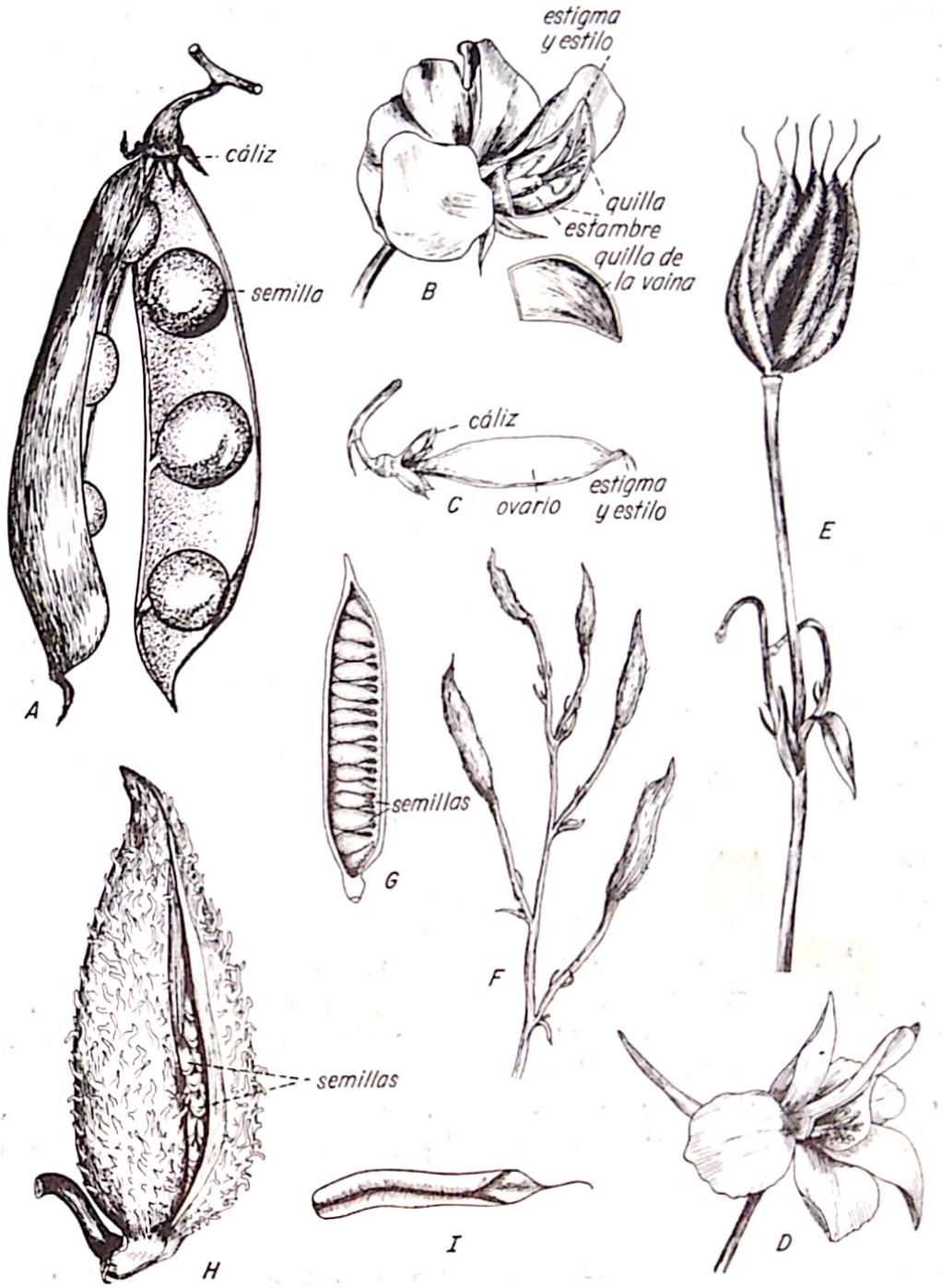


FIG. 11-1. Legumbres y folículos. *A*, legumbre madura (vaina del guisante); *B*, flor del guisante con parte de la quilla cortada para observar los órganos esenciales; *C*, vaina joven del guisante; *D-I*, folículos; *D*, flor de la espuela de caballero a la que se ha cortado parte de un pétalo para poner de manifiesto a los estambres y pistilos; *E*, folículos maduros de aguileña, todos ellos procedentes de una misma flor; *F*, folículos de la espuela de caballero; *G*, folículos de la espuela de caballero en sección longitudinal; *H*, folículo de asclepias iniciando su abertura; *I*, folículo viejo de aguileña que se ha abierto descargando las semillas. *(A, B, E, H dibujados por Elsie M. McDougle; C, D, F, G, por Christian Hildebrandt.)*

Escaneado con CamScanner

En general, todos los frutos pueden clasificarse en tres grupos: 1) ***frutos simples***, son los procedentes de un solo pistilo (sencillo o compuesto) y por tanto están constituidos por un *solo ovario maduro* junto con cualquier otra estructura accesoria asociada con el ovario; 2) ***frutos agregados***, constituidos por la agrupación de cierto número de ovarios maduros formando una unidad sobre un receptáculo común, junto con las estructuras accesorias que puedan hallarse presentes, todos ellos desarrollados a partir de una *única flor* con muchos pistilos separados, como ocurre en la zarzamora y en la frambuesa; 3) ***frutos múltiples***, constituidos por todos los ovarios maduros de *varias flores* agrupadas en una masa única, junto con cualquier otra estructura accesoria, procediendo todo el conjunto de una inflorescencia completa, como en la piña americana, la mora de moral y el higo.

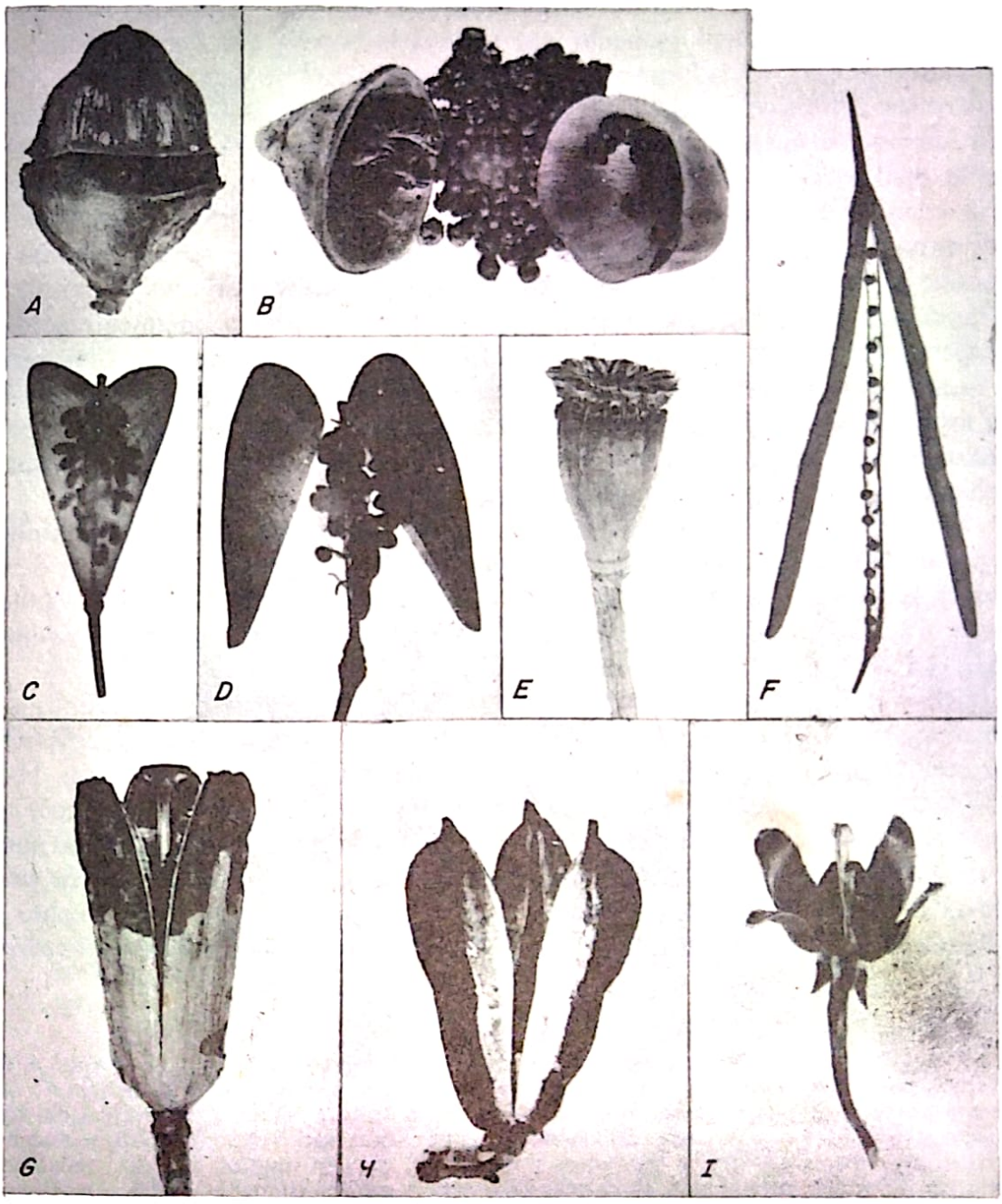
El término de ***fruto accesorio*** se aplica en ocasiones a aquellos frutos en los cuales una parte importante del fruto maduro no procede del ovario. Este tipo no constituye una clase de frutos diferente de las tres anteriormente mencionadas, sino que se halla presente en los tres grupos. Así, el fruto sencillo de la manzana, el fruto agregado de la fresa y el fruto múltiple del moral son todos ellos frutos accesorios. Casi toda la parte carnosa de una manzana está constituida por las bases engrosadas de los sépalos, pétalos y estambres; la parte carnosa de la fresa está constituida por el receptáculo; y en la mora del moral los sépalos carnosos forman una parte considerable del fruto.

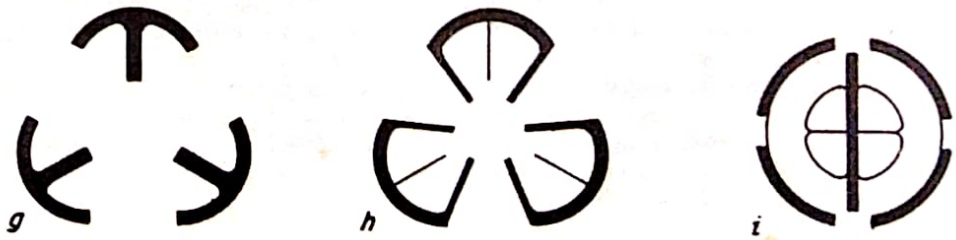
Los frutos sencillos constituyen con mucho el grupo más importante y complejo de los tres anteriormente mencionados. Pueden subdividirse en ***frutos secos***, en los cuales el pericarpio y las estructuras accesorias se secan en mayor o menor grado al alcanzar la madurez, y ***frutos carnosos***, aquellos en los que una parte o todo el pericarpio y todas las estructuras accesorias se vuelven carnosas al alcanzar la madurez. Los frutos secos se subdividen a su vez en ***frutos dehiscentes***, los que se abren en la madurez, y ***frutos indehiscentes***, los que no se abren cuando maduros. La línea (o líneas) a lo largo de las cuales un fruto dehiscente se abre en la madurez se denomina ***sutura***, y los segmentos resultantes del pericarpio, ***valvas***.

Frutos sencillos, secos y dehiscentes. *Legumbre.* El fruto al que se da el nombre de ***legumbre*** es característico de la familia de las leguminosas.

FIG. 11-2. Cápsulas. *A*, pixidio de *Portulaca* con dehiscencia circuncísil; *B*, el mismo abierto con parte de las semillas expulsadas (tanto *A* como *B*, muy aumentadas); *C* y *D*, silícula de la bolsa de pastor: *C*, antes de la abertura; *D*, mostrando la dehiscencia de abajo arriba, con exposición de las semillas; *E*, cápsula de amapola, con dehiscencia poricida; *F*, silicua de rutabaya; *G*, cápsula de lirio con dehiscencia loculicida; *H*, cápsula de una especie de *Yucca*, con dehiscencia septicida; *I*, cápsula de ipomea con dehiscencia septífraga; *g-i*, diagramas de secciones transversales de *G*, *H* e *I*, respectivamente, con las semillas extraídas en *g* y *h*. Las cuatro estructuras centrales en *i* son semillas. *(Fotografías E-I por Homer Grove.)*

Escaneado con CamScanner





Escaneado con CamScanner

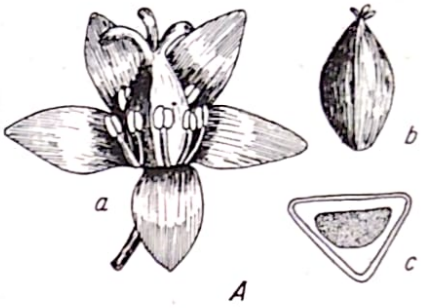
En las flores de éstas, como la del guisante (fig. 11-1, *B*), el gineceo está constituido por un solo pistilo sencillo con un ovario súpero que contiene una sola cavidad o lóculo. Al madurar este pistilo, se forma el fruto o vaina (fig. 11-1, *A*, *C*). Los restos del estigma y del estilo pueden observarse frecuentemente en el extremo libre de la vaina. Las semillas se forman sobre la sutura ventral, a lo largo de la cual están unidos los bordes del carpelo. La sutura dorsal corresponde a la vena media del carpelo. En la madurez el fruto se abre a lo largo de las dos suturas dorsal y ventral, dividiéndose en dos mitades o valvas. Algunas leguminosas tienen frutos que difieren considerablemente del tipo descrito. En *Desmodium* los frutos están estrechados entre las semillas y finalmente se dividen transversalmente en diferentes partes. Una legumbre de este tipo recibe el nombre de ***lomento.*** Algunos frutos de leguminosas continen una sola semilla, en tanto que otros presentan muchas. La legumbre se distingue de otros frutos secos dehiscentes por formarse a partir de un pistilo sencillo y por presentar la dehiscencia a lo largo de las suturas dorsal y ventral.

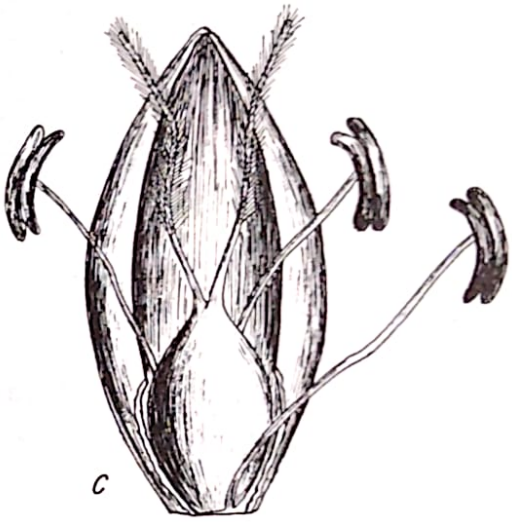
Folículo. El ***folículo*** se asemeja a la legumbre en que se forma también a partir de un pistilo único, sencillo, pero se diferencia de ella en que la dehiscencia se realiza únicamente a lo largo de la sutura ventral. Ejemplos de folículos son los frutos de la espuela de caballero (fig. 11-1, *F*, *G*), de la aguileña (fig. 11-1, *E*, *I*) y de asclepias (fig. 11-1, *H*).

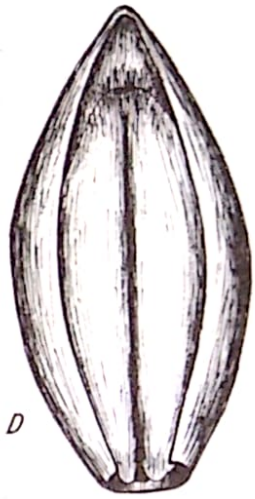
Cápsula. La ***cápsula*** se diferencia de la legumbre y del folículo en que se forma a partir de un *pistilo compuesto*. Todo fruto sencillo, seco y dehiscente formado a partir de un pistilo compuesto puede denominarse cápsula (fig. 11-2). Por tanto, las cápsulas constan siempre de dos o más segmentos ováricos, que son los ovarios de los carpelos individuales. En la madurez la cápsula puede abrirse mediante poros, como en la amapola (fig. 11-2, *E*) ***(dehiscencia poricida)*** o mediante una línea regular circular transversal de división, como en la verdolaga *(Portulaca)* (fig. 11-2, *A*, *B*) ***(dehiscencia circuncisil o circular).***

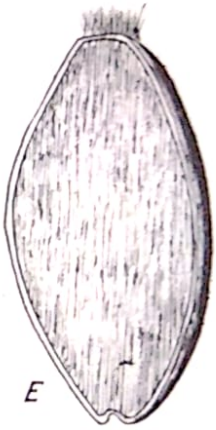
FIG. 11-3. Aquenios, granos y sámaras. *A*, flor y aquenio de trigo sarraceno; *a*, flor de trigo sarraceno, con los sépalos, estambres y el pistilo con tres estilos y estigmas; *b*, el fruto maduro triangular con restos de los estilos en el ápice; *c*, sección transversal del fruto uniseminado; *B*, flor y aquenio de *Clematis; a*, flor mostrando seis pétalos que asemejan sépalos, un verticilo de varios estambres y numerosos pistilos simples, aislados, recubiertos de largos pelos por debajo de los estigmas salientes; *b*, pistilo aislado; *c*, pistilo con el ovario seccionado verticalmente para mostrar el único lóculo y la única semilla; los estilos persistentes son plumosos en el fruto; *C*, flor de trigo, con los tres estambres y el único pistilo con dos estilos plumosos encerrados parcialmente por la bráctea espiciforme; *D*, grano de trigo madurando encerrado en la bráctea; los estambres y los estigmas han desaparecido; *E*, sección longitudinal del grano; la capa más externa es el pericarpio; *F*, flor de arce con sépalos, estambres y el pistilo con dos estilos y estigmas, la pared del ovario se ha desarrollado en ambos lados hasta formar el ala, *w*, de la sámara; *G*, sámaras maduras de arce; *H*, ovarios maduros de sámaras de arce cortados longitudinalmente para mostrar la única semilla en ellos contenida; *I*, sámaras de fresno. *(A-F y H dibujados por Christian Hildebrandt; G, I por Elsie M. McDougle.)*

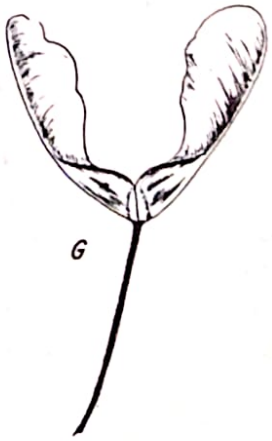
Escaneado con CamScanner

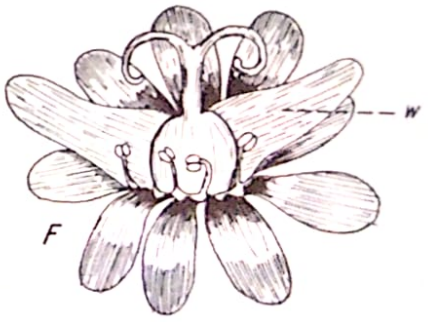












Escaneado con CamScanner

Este tipo de cápsula se denomina ***pixidio***. Más generalmente las cápsulas se abren dividiéndose longitudinalmente en valvas. Si la división longitudinal se realiza por la sutura dorsal de cada segmento ovárico directamente dentro de los lóculos, como en el iris y en el lirio, la dehiscencia se denomina ***loculicida*** (fig. 11-2, *G*, *g*); si la dehiscencia se verifica a lo largo de la sutura ventral de cada segmento ovárico, a través de los tabiques que separan los diferentes lóculos, dividiendo de este modo a la cápsula en sus diferentes componentes ováricos, como en *Hypericum* y en algunas especies de *Yucca*, la dehiscencia se denomina ***septicida*** (fig. 11-2, *H*, *h*). Cuando las valvas de cada uno de los dos últimos tipos se separan por los tabiques, permaneciendo éstos unidos al eje del fruto, como en la ipomea, la dehiscencia es ***septífraga*** (fig. 11-2, *I*, *i*).

Los frutos de los miembros de la familia de la mostaza *(Cruciferae)* son cápsulas formadas por dos segmentos ováricos que se separan en la madurez en dos mitades que se abren desde abajo hacia arriba, quedando en el centro un ligero tabique con las dos placentas a las que están unidas las semillas. Este tipo de cápsula se denomina ***silicua*** si es más largo que ancho, como ocurre en la col, naba y *Cardamine* (fig. 11-2, *F*), y ***silícula*** si es corta y ancha, como en la bolsa del pastor (fig. 11-2, *C*, *D*).

Frutos sencillos, secos e indehiscentes. *Aquenio.* Los ***aquenios*** (figura 11-3, *A*, *B*) son frutos uniseminados pequeños, secos e indehiscentes, en los que la semilla está unida al pericarpio por un solo punto. Proceden de pistilos relativamente sencillos que contienen un solo óvulo. Este tipo de fruto es característico de las familias del trigo sarraceno y del girasol y se presenta también en las familias del botón de oro y de la rosa. Algunos aquenios, como los del trigo sarraceno (fig. 11-3, *A*, *b*, *c*), derivan completamente del tejido ovárico, mientras que en otros, como en los miembros de la familia del girasol, el tubo floral está fusionado con el pericarpio. Puesto que la semilla permanece unida por un solo punto, el pericarpio es fácilmente separable de la cubierta de la semilla. Los aquenios son confundidos por el vulgo con las semillas.

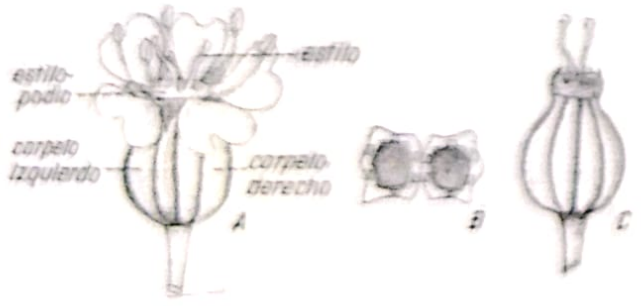


FIG. 11-4. Fruto esquizocarpio de la familia de la zanahoria. *A*, flor de *Cicuta*; *B*, sección transversal del fruto, en el que se observan los dos segmentos ováricos inseguramente sujetos el uno con el otro y la semilla única que alberga cada uno de ellos; *C*, esquizocarpio de *Cicuta* madurando; la parte libre del cáliz presenta una especie de corona de cinco pequeños lóbulos en la parte superior del ovario ínfero. *(Copiado por Christian Hildebrandt de un dibujo de Edna S. Fox.)*

Grano o cariópside. Igual que los aquenios, los ***cariópsides*** (figura 11-3, *C-E*), son frutos sencillos, secos, uniseminados, procedentes de un único pistilo sencillo, pero se diferencian de los aquenios por presentar la cubierta seminal fusionada permanentemente con el pericarpio en toda su superficie

siendo por consiguiente difícil separarla de la semilla. Son característicos de todas las gramíneas como el maíz, trigo, avena, cebada, arroz y centeno.

Sámara. Las ***sámaras*** (figura 11-3, *F-I*) son esencialmente aquenios alados, aunque a veces el término se aplica a toda clase de frutos secos indehiscentes con alas. Son el fruto característico de los arces y fresnos, presentándose asimismo en los olmos, abedules y en el árbol del cielo (*Ailanthus*). El ala es generalmente una excrecencia de la pared ovárica. En algunos casos, como en los olmos y abedules, el ala se extiende alrededor de todo el pericarpio. En los fresnos y arces se forma únicamente en uno de los lados. En los arces se forman dos carpelos juntos, cada uno de los cuales da lugar a una sámara y por tal motivo el fruto del arce se denomina en ocasiones doble sámara. Las dos partes pueden separarse en la madurez. Las sámaras tienen generalmente una sola semilla pero ocasionalmente pueden tener dos.

Esquizocarpio. El ***esquizocarpio*** (fig. 11-4) es el fruto característico de la familia de la zanahoria. Está formado por dos segmentos ováricos, cada uno de los cuales tiene un solo lóculo, generalmente con una sola semilla. Los segmentos ováricos del fruto se separan y cada mitad recibe el nombre de ***mericarpio***, siendo indehiscentes y parecidos a un aquenio. Los frutos de las malvas tienen

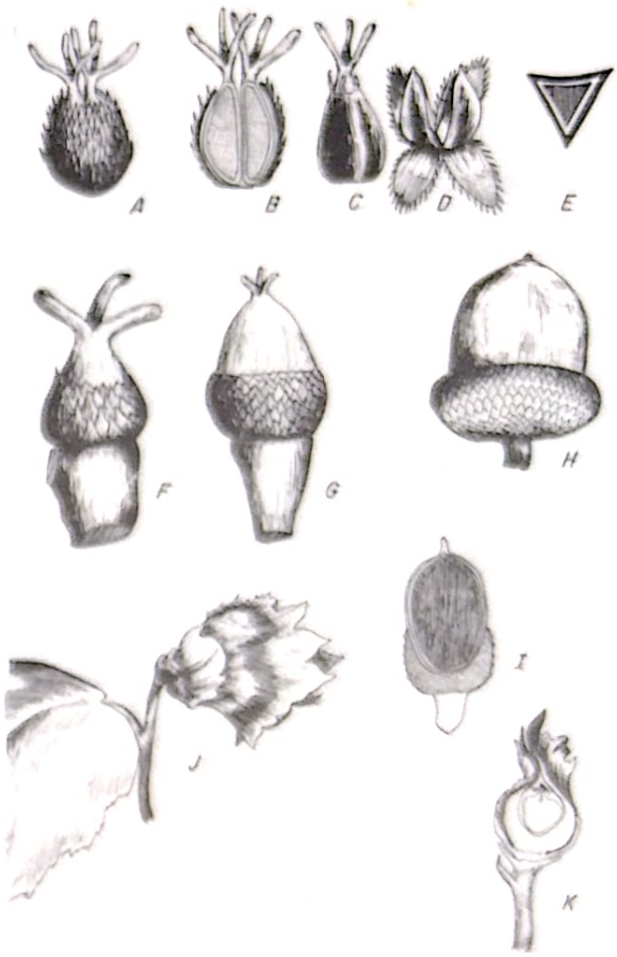


FIG. 11-5. Núculas. *A*, dos flores pistiladas de haya rodeadas por brácteas involucrales cerdosas, sobresaliendo únicamente los estigmas y estilos; *B*, flores de haya cortadas verticalmente, mostrando el ovario y los tres estilos de cada una de las dos flores; *C*, flor única de haya desprovista de las brácteas involucrales; la presencia del cáliz se manifiesta claramente por la presencia de tres pequeños lóbulos situados por debajo de las bases de los tres estilos; *D*, capullo de hayuco en el momento de la maduración de las dos núculas; *E*, sección transversal de la núcula mostrando la semilla única; *F*, flor pistilada de roble compuesta por un pistilo único con tres estilos y rodeado por las brácteas compactas que forman la cúpula; *G*, pistilo más maduro en la cúpula; *H*, bellota madura en la cúpula; *I*, sección vertical a través del fruto y de la cúpula de la bellota mostrando la gran semilla única; *J*, fruto de avellano rodeado completamente por las brácteas involucrales; *K*, sección vertical de un fruto de avellano con su única semilla. (*A-G por Christian Hildebrandt; H-K por Elsie M. McDougle.*)

Escaneado con CamScanner

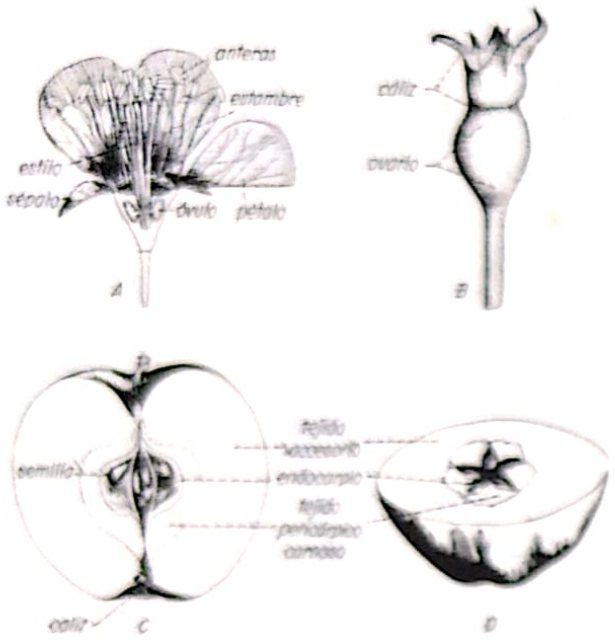


FIG. 11-6. Pomo (manzana). *A*, flor del manzano cortada verticalmente; *B*, joven manzana; *C*, manzana cortada verticalmente; *D*, manzana cortada transversalmente. (*A*, *B* copiado por Christian Hildebrandt de dibujos de Edna S. Fox; *C*, *D* por Elsie M. McDougle.)

una estructura semejante pero comprenden mayor número de segmentos ováricos, cada uno de los cuales posee una o varias semillas.

Nueces o *núculas*. Las ***núculas*** (fig. 11-5) son frutos secos, indehiscentes en los que el pericarpio es completamente duro o crustáceo. En la madurez presentan generalmente un solo lóculo con una sola semilla no obstante proceder generalmente de un pistilo compuesto, por desarrollarse uno solo de los carpelos. Ejemplos de esta clase de frutos son las bellotas, hayucos, avellanas y castañas. Todos estos ejemplos se desarrollan a partir de ovarios ínferos, por lo que la pared del fruto está formada por el tubo floral al propio tiempo que por el pericarpio, siendo ambos duros. Además, todos ellos tienen en la base un ***involucro***, formación accesoria no dependiente del ovario. La cúpula de la bellota está formada por el involucro, constituido por numerosas brácteas coalescentes (fig. 11-5, *I*, *J*). En el haya, dos frutos separados de una sola semilla, cada uno de ellos procedentes de una flor diferente, se encuentran encerrados generalmente dentro de un solo involucro (fig. 11-5, *A*-*E*). La estructura de la castaña es semejante, pero cada capullo (involucro) encierra generalmente tres castañas. En la avellana (fig. 11-5, *J*-*K*), el involucro está constituido por brácteas foliares.

Popularmente el término de «nuez» se aplica en algunos países a muchas formaciones que botánicamente no son frutos de este tipo.

Frutos sencillos, carnosos. *Pomo*. El ***pomo*** (fig. 11-6) es el fruto característico de la sección de la familia rosáceas, a la que pertenecen el manzano, el peral y el membrillo. El fruto se desarrolla a partir de un pistilo compuesto formado por dos o más carpelos y un ovario ínfero. La porción carnosa externa del fruto se forma a partir de las bases del cáliz, de la corola y de los estambres (hipantio) que rodean al ovario. También se vuelve carnosa la parte externa del pericarpio, mientras que el endocarpio se torna más o menos cartilaginoso, formando el corazón del fruto, que contiene de varias a muchas semillas. Puesto que una parte importante del fruto no procede del ovario, el pomo es un fruto accesorio.

Escaneado con CamScanner

Drupa. La ***drupa*** (fig. 11-7, *A-C*), comúnmente denominada fruto con hueso, es un fruto carnoso en el que el pericarpio está formado por un delgado exocarpio, que constituye la piel, por un mesocarpio carnoso, y por un endocarpio duro, de consistencia pétrea, como en las cerezas, ciruelas y melocotones. En los ejemplos citados, los frutos se forman a partir de pistilos sencillos y simples de flores periginas (fig. 10-5, *D*). Puesto que éstas tienen ovarios súperos, no se hallan presentes en el fruto estructuras accesorias. Generalmente dentro del ovario se forma una sola semilla. Algunos frutos drupáceos, sin embargo, se forman a partir de ovarios inferos, pudiendo intervenir en su formación varios carpelos, como ocurre en *Viburnum*. Generalmente madura un solo carpelo. La almendra, la aceituna y el albaricoque son también drupas.

Bayas. La ***baya*** es un fruto sencillo carnoso en el que todas las partes del pericarpio son carnosas o pulposas, excepto el exocarpio, que constituye la piel. Las bayas se originan a partir de flores con pistilos sencillos o compuestos, cuyos ova-

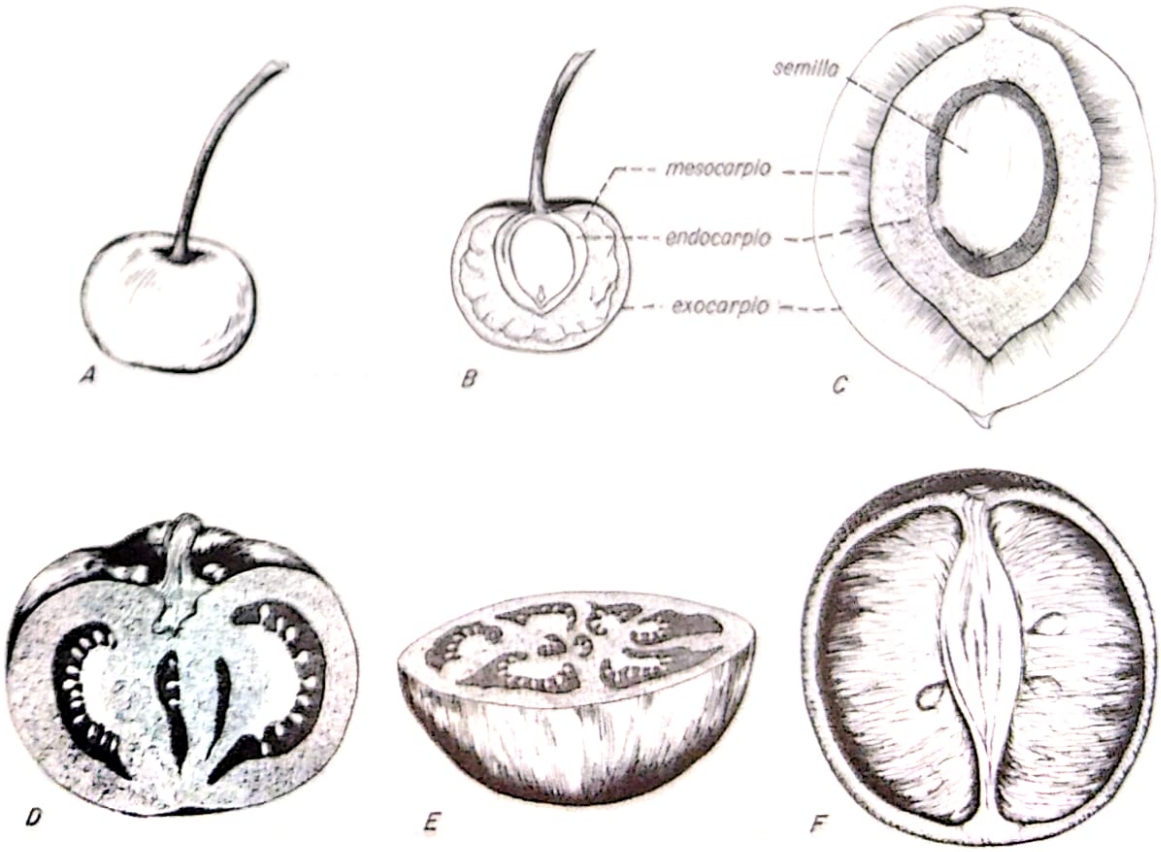


FIG. 11-7. Drupas y bayas. *A*, drupa de la cereza; *B*, cereza cortada verticalmente; *C*, drupa del melocotón cortada verticalmente; *D*, *E*, baya; *D*, sección vertical de un tomate, con el ovario completamente carnoso; *E*, sección transversal del tomate; *F*, naranja, hesperidio o baya, con una corteza correosa separable, cortada verticalmente. *(Dibujos por Elsie M. McDougle.)*

Escaneado con CamScanner

rios pueden poseer uno o muchos óvulos. Frecuentemente los frutos presentan muchas semillas. Las uvas, tomates (fig. 11-7, *D*, *E*), la uva espín y arándanos son verdaderas bayas. En la uva y el tomate, el fruto se forma a partir de un ovario ínfero. En el último caso, el tubo floral recubre externamente al ovario maduro.

El fruto de las calabazas, melones y pepinos es una baya rodeada de una corteza difícilmente separable del pericarpio. Esta corteza está formada principalmente por tejido del tubo floral. Este tipo de fruto se denomina ***pepónide.*** De manera semejante, el fruto de las naranjas, limones y de la pamplemusa está rodeado por una corteza correosa (que en este caso forma parte del pericarpio, puesto que el ovario es súpero) separable. Este fruto se denomina ***hesperidio*** (fig. 11-7, *F*). De la descripción precedente resulta claro que el empleo popular que en algunos países se hace del término «baya» no siempre coincide con el significado botánico del mismo.

Frutos agregados. Los frutos agregados son aquellos que proceden de flores únicas con muchos pistilos separados (fig. 11-8, *A*, *B*) y, por consiguiente, están formados por un número similar de pequeños frutos, todos ellos sobre un receptáculo común y madurando juntos como si formasen una unidad. La mayoría de los frutos agregados son carnosos. Buenos ejemplos de ellos son las fresas, las frambuesas y la zarzamora.

En la fresa (fig. 11-8, *A*, *D*) el receptáculo se desarrolla mucho, constituyendo la parte comestible del fruto. Los verdaderos frutos de la fresa son los aquenios, que vulgarmente son considerados como las semillas. En el fruto aparecen esparcidos sobre la superficie del receptáculo. La fresa es también un fruto accesorio.

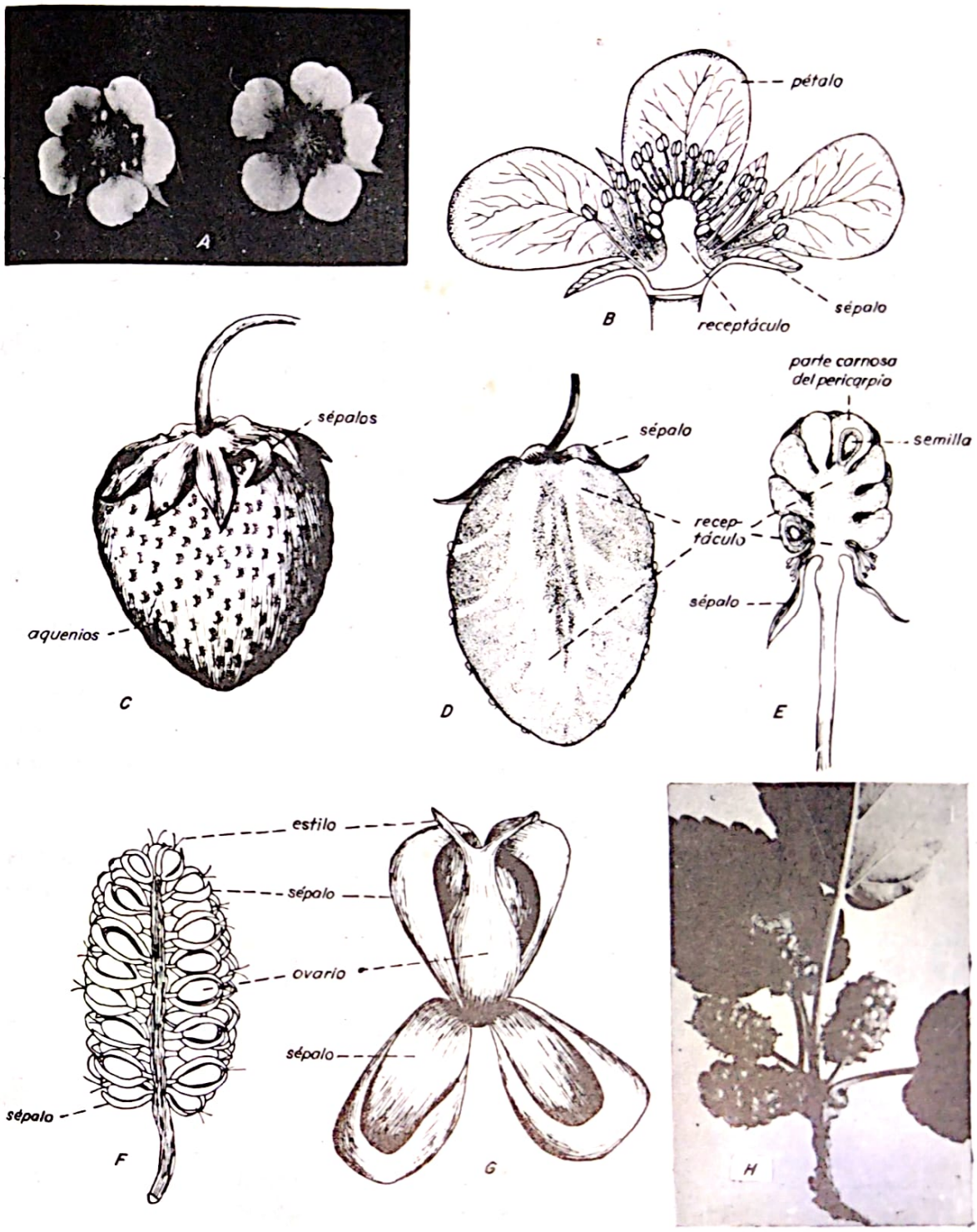
En la frambuesa y en la zarzamora (fig. 11-8, *E*), los frutos individuales son pequeñas drupas adheridas. En la zarzamora estas drupas se adhieren también al receptáculo y no pueden separarse fácilmente del mismo. En la frambuesa las pequeñas drupas adheridas pueden separarse fácilmente como una unidad del pequeño receptáculo cupuliforme.

En el fruto del rosal, comúnmente denominado ***escaramujo,*** el tubo floral rodea a los ovarios maduros (aquenios) y se hace carnoso, formando el conjunto un fruto agregado que es también un fruto accesorio.

FIG. 11-8. Frutos agregados y múltiples. *A-E*, frutos agregados; *F-H*, frutos múltiples. *A*, flores del fresal con gran número de pistilos separados situados centralmente y rodeados por un número variable de estambres; están presentes los pétalos y sépalos; *B*, sección vertical a través de la flor del fresal; *C*, fresa madura; *D*, fresa cortada verticalmente, mostrando los diminutos aquenios sobre la superficie del tejido del receptáculo; *E*, fruto de la zarzamora cortado verticalmente para mostrar su estructura, *F*, dibujo de una sección longitudinal del fruto del moral; *G*, flor pistilada del moral con el pistilo único provisto de dos estilos y rodeado por el cáliz carnoso; *H*, fotografía del fruto del moral. *(B por E. inc S. Fox; C-E por Elsie M. McDougle; F, G, por Christian Hildebrandt.)*

Escaneado con CamScanner

Frutos múltiples o infrutescencias. Los frutos múltiples se forman a partir de agrupaciones de flores y, por consiguiente, difieren de los frutos simples y agregados, formados a partir de flores individuales. En el fruto múltiple, los



ovarios maduros de toda la agrupación de flores permanecen juntos en una sola masa. Muchos frutos múltiples son carnosos y también accesorios. La piña americana, *Toxylon pomiferum*, la mora de moral y los higos, constituyen buenos ejemplos. En la piña americana las flores son sésiles sobre un eje central portador de hojas en el ápice. Al madurar, los ovarios, así como también las estructuras axiales, crecen y se vuelven carnosas, formando el fruto.

En la mora del moral, las flores estaminadas y pistiladas forman inflorescencias separadas, las segundas en agrupaciones densas espiguiformes (figura 11-8, *F, H*). Cada flor pistilada (fig. 11-8, *G*) consta de cuatro sépalos (carece de pétalos) y de un pistilo de dos carpelos, uno sólo de los cuales se desarrolla. Los dos estigmas del pistilo persisten generalmente en el fruto. Al madurar, los sépalos, así como también partes de los ovarios con una sola semilla, se vuelven carnosos y toda la inflorescencia madura como si formase una unidad.

En el higo, la parte superior del pedúnculo se vuelve carnosa y envuelve por completo a los diversos frutos, madurando toda la formación como un solo fruto múltiple que, en este caso, recibe el nombre de ***siconio.***

RESUMEN DE LA CLASIFICACIÓN DE LOS FRUTOS

I. **Frutos simples.** Son los formados a partir de un solo pistilo (simple o compuesto) y constan de un solo ovario maduro junto con todas las estructuras accesorias estrechamente asociadas con el ovario.

A) *Frutos secos.* Son aquellos en que el pericarpio y las estructuras accesorias se hacen más o menos secas al madurar.

1) *Frutos dehiscentes.* Los que se abren al alcanzar la madurez.

a) *Legumbre.* Formada a partir de un pistilo sencillo; la dehiscencia se verifica a lo largo de dos suturas separándose dos valvas (guisantes, judías y locusta negra).

(1) *Lomento.* Legumbre segmentada *(Desmodium).*

b) *Folículo.* Formado a partir de un pistilo sencillo; dehiscencia según una sola sutura (asclepias, aguileña y espuela de caballero).

c) *Cápsula.* Formado a partir de un pistilo compuesto (amapola, verdolaga, iris, *Hypericum* e *Ipomea*).

(1) *Silicua.* Cápsula bilocular alargada de la familia de la mostaza (col, mastuerzo de prado).

(2) *Silícula.* Silicua corta y ancha (bolsa de pastor, mastuerzo).

(3) *Pixidio.* Cápsula con dehiscencia circular *(Portulaca).*

2) *Frutos indehiscentes.* Aquellos que no se abren en la madurez

a) *Aquenio.* Pequeño, uniseminado; semilla adherida al peri-

Escaneado con CamScanner

carpio por un solo punto; pericarpio fácilmente separable de la cubierta de la semilla (girasol, lechuga y trigo sarraceno).

b) *Grano o cariópside.* Pequeño, uniseminado; cubierta de la semilla fusionada con el pericarpio en toda su superficie (maíz, trigo, avena, centeno y cebada).

c) *Sámara.* Aquenio alado (fresno, arce, olmo y abedul).

d) *Esquizocarpio.* Dos (ocasionalmente uno) segmentos ováricos rodeados por el tubo floral; los segmentos se separan en la madurez en dos *mericarpios* indehiscentes (miembros de la familia de la zanahoria).

e) *Nuez o núcula.* Pericarpio completamente duro o crustáceo; generalmente se forma a partir de un pistilo compuesto, uno solo de cuyos carpelos se desarrolla; la mayor parte uniseminados, generalmente provistos de involucro (castaña, avellana, bellota y ayuco).

B) *Frutos carnosos.* Son todos aquellos en que una parte o todo el pericarpio y todas las estructuras accesorias se vuelven carnosas en la madurez.

1) *Pomo.* Formado a partir de un pistilo compuesto con dos o más carpelos y un ovario ínfero; tubo floral constituyendo la principal parte carnosa del fruto; parte externa del pericarpio carnosa, endocarpio cartilaginoso (manzana, pera, membrillo).

2) *Drupa.* En su mayoría frutos uniseminados en los que el exocarpio es generalmente delgado, parecido a una piel, el mesocarpio carnoso y el endocarpio pétreo (melocotón, ciruela, cereza y aceituna).

3) *Baya.* Todas las partes del pericarpio son carnosas o pulposas excepto el exocarpio que constituye la piel (uva, tomate, uva espín y arándano).

a) *Pepónide.* Baya con una corteza gruesa inseparable (calabaza, cidra, pepino y melón).

b) *Hesperidio.* Baya con una corteza correosa y separable (naranja, limón, pamplemusa).

II. **Frutos agregados.** Son los formados por cierto número de frutos pequeños, semejantes (frutitos), todos los cuales proceden de una sola flor con muchos pistilos separados que maduran juntos como una sola unidad sobre un receptáculo común (junto con cualquier otra estructura accesoria), por lo general carnosos (fresa, frambuesa y zarzamora).

A) *Escaramujo.* Fruto del rosal, en el que el tubo floral rodea a los ovarios maduros, que son aquenios.

III. **Frutos múltiples.** Formados por los ovarios maduros de toda una inflorescencia (junto con cualquier clase de estructura accesoria), todos ellos

Escaneado con CamScanner

juntos formando una masa única. La mayoría carnosa (piña americana, mora del moral e higo).

A) *Siconio*. Fruto múltiple del higo, en el cual la parte superior del pedúnculo se hace carnosa y envuelve completamente a los frutos.

SEMILLAS

Importancia económica de las semillas. Observamos a las semillas separadas generalmente de las plantas que las producen y como difieren en su aspecto de manera tan acusada de los órganos vegetativos, frecuentemente no acertamos a relacionarlas con las plantas que las producen. En muchos casos la semilla o el fruto es la única parte de la planta generalmente conocida. Cuando se mencionan plantas como el melocotonero, el guisante, el maíz, el trigo o el arroz, es generalmente la semilla o el fruto, más que toda la planta, lo que se recuerda. Ello es debido a que desde la misma aurora de la historia, las semillas han contribuido en gran medida a satisfacer las necesidades del hombre (fig. 11-9). Verdaderamente, el empleo de los cereales por parte de aquél es muy anterior a todo relato histórico escrito. En los más antiguos testimonios de la civilización de los valles del Tigris y del Eufrates, el hombre cultivaba ya el trigo para la elaboración del pan. Análogamente, la antigua civilización china de los valles del Hwang Ho y del Yang-tse Kiang cultivó el arroz y, en el Nuevo Mundo, la civilización Maya cultivó el maíz.

Es significativo que estas importantes civilizaciones de la antigüedad se originasen en regiones en las que cada uno de los tres cereales mencionados parecen haber tenido su origen o haber sido cultivados desde tiempos prehistóricos. La cebada, la avena y el centeno son también cereales cuyo cultivo parte de épocas prehistóricas. El nombre de «cereal» implica ya de por sí cierta antigüedad, puesto que fue el que los romanos asignaron a los granos, derivando del nombre de la diosa Ceres, dadora del grano. Incluso en la actualidad los cereales ocupan una de las partes más importantes en la dieta humana.

Además de los cereales, los cocos, cacahuetes, almendras, nueces, avellanas, castañas, guisantes, judías y lentejas, han sido utilizados por el hombre como alimento desde antiguo. Aunque muchos de los indicados son frutos desde el punto de vista botánico, es efectivamente la semilla lo que sirve como alimento.

En la actualidad no sólo las semillas constituyen la fuente más importante de la alimentación, sino que además se utilizan como drogas y en la preparación de bebidas, medicinas, pinturas, barnices, ropas, adornos y muchos otros productos comerciales. Los aceites se extraen de algunas semillas, como son los cocos, semilla del algodonero, maíz, lino, cacahuete, ricino, soja y almendra. Estos aceites se utilizan para diversos fines, algunos como productos alimenticios, otros en la fabricación de jabones, barnices, pinturas y linóleum. Algunas

Escaneado con CamScanner

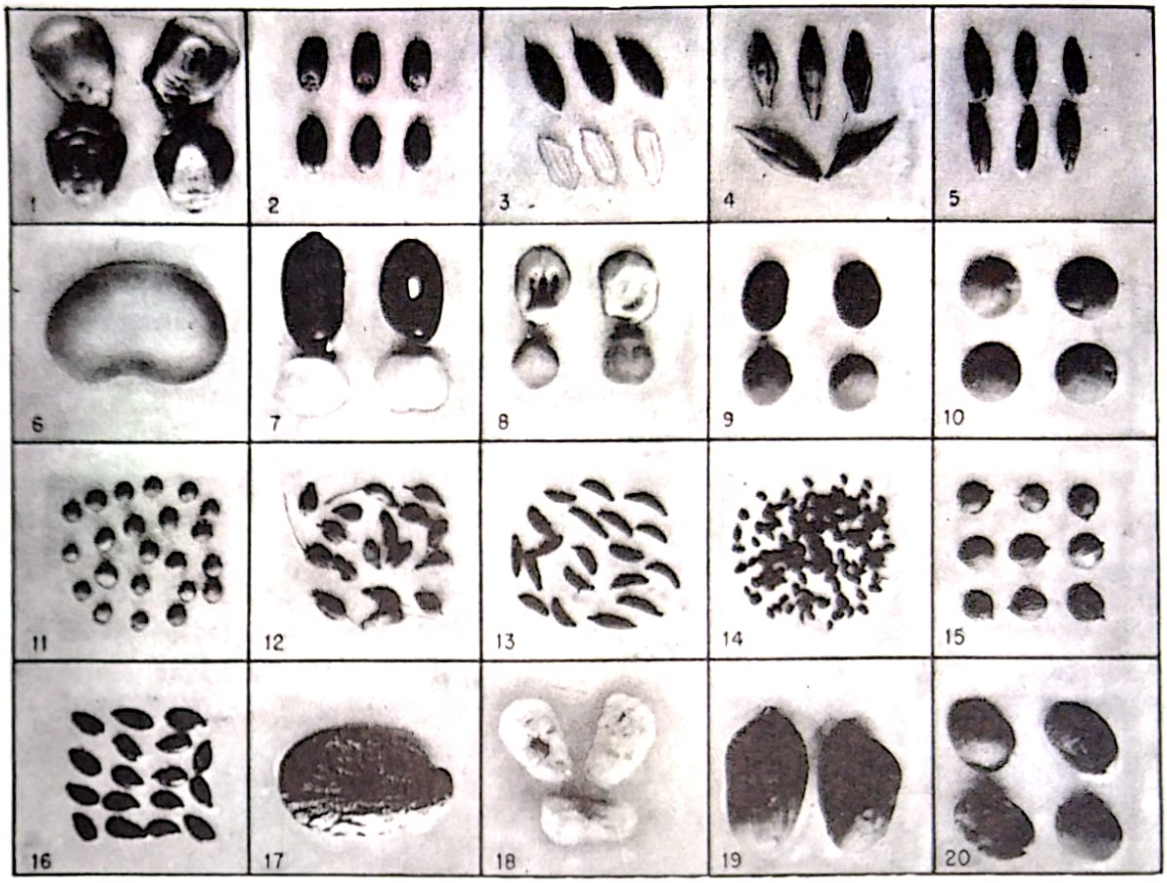


FIG. 11-9. Semillas económicamente importantes y frutos semejantes a semillas.

Fila superior, Cereales

1) Maíz *(Zea mays); las dos superiores,* maíz común; *las dos inferiores,* maíz dulce; 2) Trigo *(Triticum sativum);* 3) Arroz *(Oryza sativa);* 4) Cebada *(Hordeum sativum);* 5) Centeno *(Secale cereale);* (todos ellos son frutos semejantes a semillas empleados por el hombre para su alimentación desde tiempos prehistóricos).

Segunda fila, Legumbres

6) Judía de Lima *(Phaseolus lunatus);* 7) Judías *(Phaseolus vulgaris); las dos superiores,* judías verdes; *las dos inferiores,* judías de campo; 8) Guisantes *(Pisum sativum); los dos superiores,* guisantes de huerto; *los dos inferiores,* guisantes de campo; 9) Soja *(Glycine soja); las dos superiores,* variedad Pekín; *las dos inferiores,* variedad Ito-San; 10) Lentejas *(Lens esculenta).*

Tercera fila, Especias

11) Mostaza *(Brassica alba);* 12) Anís *(Pimpinella anisum);* 13) Comino *(Carum carvi);* 14) Apio *(Apium graveolens;);* 15) Cilantro *(Coriandrum sativum);* (12-15, son frutos parecidos a semillas, pertenecientes todos ellos a la familia del perejil, Umbelíferas).

Cuarta fila, Café y semillas importantes para la obtención de aceites vegetales

16) Lino *(Linum usitatissimum);* 17) Ricino *(Ricinus communis);* 18) Algodón *(Gossypium herbaceum);* 19) Cacahuetes *(Arachis hypogaea);* 20) Café *(Coffea arabica).*

Escaneado con CamScanner

semillas, como la de la mostaza, comino, anís, cilantro y apio, se emplean como condimentos. Con las semillas de una palmera se obtiene el denominado marfil vegetal, con el que se fabrican botones. El algodón, con sus múltiples aplicaciones, es el material fibroso que rodea las semillas del algodonero. En estos y en otros casos las semillas resultan de gran importancia económica. Indudablemente, las semillas se utilizan mucho más que cualquier otra parte de la planta.

Caracteres generales de las semillas. Las semillas de los vegetales difieren tanto entre sí en lo que se refiere al tamaño, forma, color y otros rasgos generales, que las características de las semillas pueden considerarse como uno de los caracteres propios de la especie. Incluso las variedades dentro de la especie pueden a menudo diferenciarse atendiendo a las características de las semillas. En lo que se refiere al tamaño, varía desde las semillas pulverulentas de algunas orquídeas, hasta la enorme del coco. Pueden ser esféricas, ovoides, elípticas, alargadas, en forma de disco o muy irregulares. Las paredes externas pueden ser lisas o rugosas y estar esculpidas o recubiertas con excrecencias en forma de espinas, ganchos o fibras. Todos los colores del espectro están representados en sus coloraciones. El color puede ser uniforme o estar moteado. Aunque no existen dos especies exactamente iguales en todos estos caracteres, se parecen todas en que son óvulos maduros que constan de las mismas partes generales y en que todas ellas sirven para las funciones de diseminación, protección y reproducción de la especie.

ESTRUCTURA GENERAL DE LAS SEMILLAS

Una semilla madura consiste en un embrión, rodeado por una o más cubiertas seminales y por el alimento almacenado. Este alimento puede hallarse en el tejido denominado endospermo o completamente dentro del embrión.

Las cubiertas seminales. Las cubiertas seminales proceden de los tegumentos del óvulo. Generalmente existen dos de estas cubiertas, correspondiendo a los dos tegumentos del óvulo, pero en algunos óvulos existe únicamente un tegumento, por lo que la semilla correspondiente posee una sola cubierta. La cubierta externa se denomina ***testa.*** Cuando se hallan presentes las dos cubiertas, la interna suele ser mucho más delgada que la externa. En ocasiones las cubiertas seminales se desecan y endurecen mucho, con lo que protegen más efectivamente al delicado embrión en ellas albergado. En el lugar por donde la semilla se desprende del funículo (denominado actualmente con frecuencia pedúnculo seminal) queda una cicatriz, llamada ***hilo,*** y por debajo del hilo un pequeño poro, el ***micrópilo*** (fig. 11-10). Como se recordará, el micrópilo es el primer punto de penetración del tubo polínico en el interior del óvulo. En las semillas en que el óvulo aparece curvado disponiéndose en dirección paralela

Escaneado con CamScanner

con la del funículo, existe generalmente una arruga visible sobre la semilla allí donde los tejidos del funículo se continuan en el interior del óvulo. Esta arruga, situada directamente por encima del hilo, se denomina ***rafe.*** El extremo superior del rafe, allí donde los tejidos vasculares se extienden por el interior del óvulo, en el lugar donde antes se unían la nucela, los tegumentos y el funículo, se denomina la ***chalaza.***

El embrión. La parte más característica e importante de la semilla es el embrión. Es la joven planta desarrollada a partir del huevo fecundado y que, en la semilla madura en reposo, se halla siempre en estado de letargo. El grado de desarrollo que presenta el embrión en la semilla varía según las diferentes plantas. A veces las semillas son expulsadas de la planta antes de que el embrión se haya diferenciado en sus partes bien definidas. En estos casos el ulterior desarrollo del embrión sólo tiene lugar después de que las semillas han comenzado a germinar. En su fase más avanzada de desarrollo dentro de la semilla, el embrión consta de cuatro partes distintas, la ***plúmula*** los ***cotiledones,*** el ***hipocótilo*** y la ***radícula*** (fig. 11-10).

Es conveniente considerar que el embrión, en su estado más sencillo, consta de un eje portador de uno o más ***cotiledones*** (hojas de la semilla). El extremo del eje (tanto el extremo de la raíz como el del brote) es un meristemo importante para el futuro desarrollo. Un embrión desarrollado presenta ya alguna diferenciación. La parte del eje portadora de los cotiledones es el ***eje radículo-hipocotilar.*** El ***hipocótilo*** es la parte del eje situada por debajo de la implantación de los cotiledones. La raíz embrionaria, en el extremo basal del hipocótilo, recibe el nombre de ***radícula.*** El brote embrionario (epicótilo), situado por encima del punto de implantación de los cotiledones, está constituido por entrenudos sin alargar y uno o más primordios foliares; se denomina la ***plúmula.***

Los cotiledones son hojas y guardan la misma relación con el brote embrionario (plúmula) que las hojas vegetativas guardan respecto a los extremos del tallo vegetativo. Muchos cotiledones están especializados en lo que se refiere a su forma y configuración y difieren marcadamente de las hojas vegetativas de la planta. En algunos casos son órganos de almacenamiento, mientras que en otros son órganos de absorción (haustoriales), e incluso en otros casos pueden servir como órganos fotosintéticos después de la germinación de la semilla.

Las plantas dicotiledóneas se caracterizan, como su nombre indica, por la posesión de dos cotiledones, mientras que las monocotiledóneas poseen uno solo. A pesar de que en algunas monocotiledóneas el único cotiledón grande parezca ocupar una posición terminal en el eje, de hecho es lateral. El meristemo del brote embrionario (epicótilo) representa el extremo morfológico del eje, hallándose colocado en una depresión formada en la base del cotiledón. Las gimnospermas poseen un número variable de cotiledones.

El alimento almacenado. El alimento almacenado en la semilla puede hallarse en la forma de ***endospermo*** o puede albergarse completamente en el

Escaneado con CamScanner

embrión, principalmente en los cotiledones. Si, cuando tiene lugar el desarrollo del embrión, permanece intacto parte del tejido nucelar proporcionando alimento al embrión que germina, se le denomina ***perispermo.*** Cuando falta el endospermo en las semillas, ello indica que el embrión se desarrolla hasta un estado en el que absorbe completamente al endospermo antes de la maduración de las semillas. Este es generalmente el caso de todas las legumbres. En todos los cereales y en otras gramíneas el alimento se almacena principalmente en el tejido del endospermo y no es utilizado por el embrión hasta que comienza la germinación.

Los alimentos almacenados en las semillas son *hidratos de carbono, grasas* y *proteínas,* cuyos porcentajes relativos varían mucho en las diferentes especies.

Los *hidratos de carbono* pueden hallarse en la semilla en forma de almidón, hemicelulosas o azúcares, predominando la primera. El almidón se halla siempre en plastidios característicos, los granos de almidón, que presentan formas peculiares en las diferentes especies. De hecho, la procedencia de cualquier clase de almidón comercial puede determinarse por la configuración y forma de los granos del almidón. El almidón se presenta en los cotiledones de las semillas de las leguminosas y en el endospermo de los cereales. Los cereales son ricos en almidón. El almidón del maíz y el del trigo son ejemplos bien conocidos. Las hemicelulosas se encuentran en las membranas de las células del endospermo de algunas semillas como los dátiles, el café y las cebollas, dando a dichas membranas gran dureza y consistencia. Mientras que las hemicelulosas realizan el mismo papel que la celulosa en el fortalecimiento de las membranas celulares, a diferencia de ella, pueden ser digeridas desdoblándose en componentes más sencillos, pudiendo por ello servir de alimentos de reserva. Los azúcares están almacenados en las semillas del maíz dulce, guisantes y en muchas otras. El azúcar que más comúnmente se encuentra en las semillas es la sacarosa.

Las *grasas* se encuentran con mayor abundancia en las semillas que en cualquier otra parte de los vegetales. Las grasas vegetales se obtienen casi exclusivamente de las semillas ricas en grasa almacenada. Generalmente se presentan en forma de gotitas de aceite. Según se indicó en un capítulo anterior, las grasas son alimentos de reserva más eficientes que los hidratos de carbono, suministrando 2 1/4 veces mayor cantidad de energía por unidad de peso que los hidratos de carbono. En los cereales la mayor parte de la grasa se almacena en el embrión, mientras que en otras plantas puede hallarse también en el endospermo. Las semillas del girasol, del lino, cacahuetes, soja y ricino son muy ricas en grasa.

Las *proteínas* se encuentran en todas las semillas, puesto que constituyen un elemento esencial de todo el protoplasma vivo, pero algunas semillas, como las legumbres, son más ricas en proteínas que otras. En los cereales las proteínas almacenadas se presentan en forma de pequeños gránulos denominados *granos de aleurona,* que se encuentran en una sola capa de células (la capa de

Escaneado con CamScanner

aleurona) formando la parte más externa del endospermo. Puesto que las proteínas son alimentos importantes para la construcción del protoplasma, son esenciales para el embrión durante la germinación de la semilla.

ESTRUCTURA ESPECÍFICA DE ALGUNOS TIPOS REPRESENTATIVOS DE SEMILLAS

La judía común. La semilla de la judía (fig. 11-10) puede tomarse como ejemplo característico de la semilla de las dicotiledóneas desprovistas de endospermo. Estas semillas, al igual que las de las demás legumbres, se forman dentro de la vaina, que es el ovario maduro. Cada una de ellas permanece adherida al interior de la vaina por el funículo o pedúnculo seminal. Cuando las semillas son expulsadas, el funículo se rompe, dejando una cicatriz aparente, el hilo. Inmediatamente por debajo de éste puede observarse el micrópilo y por encima del hilo se encuentra la cresta constituida por el rafe. Las cubiertas de la semilla presentan colores característicos que varían con las diferentes clases de judías pero generalmente son variedades de pardo, negro y blanco.

Cuando las semillas se humedecen con agua se hinchan considerablemente y las cubiertas seminales se reblandecen. En este estado las cubiertas se separan fácilmente. Todo el interior de la semilla está ocupado por el embrión y principalmente por los dos cotiledones carnosos u hojas de la semilla, los cuales pueden separarse con facilidad. En el lado de la semilla opuesto al rafe se encuentra la radícula, con su extremo dirigido hacia el micrópilo, continuándose con ella el hipocótilo. La plumula ha diferenciado dos hojitas bien definidas plegadas sobre el vértice vegetativo. Ellas constituirán las dos primeras hojas verdaderas de la planta al germinar.

En esta semilla, y en todas las demás del mismo tipo, no existe endospermo, habiéndose consumido dicho tejido por el embrión al formarse éste. La mayoría

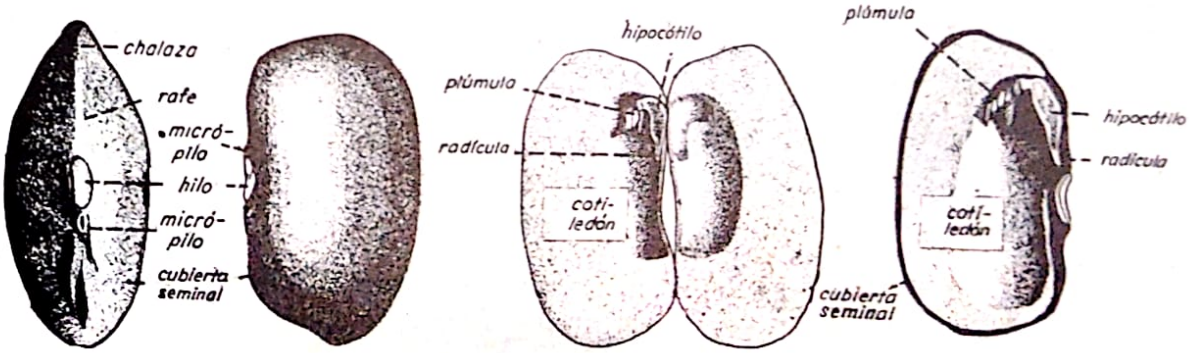


FIG. 11-10. Estructura de la semilla de la judía común. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

Escaneado con CamScanner

del alimento almacenado en la semilla se halla en los dos grandes cotiledones, los cuales en este caso nunca funcionan como verdaderas hojas.

Ricino. Las semillas del ricino (fig. 11-11) se forman en una cápsula constituida por tres carpelos, cada uno de los cuales lleva una sola semilla fijada por un delgado tallito al centro de la base de la cápsula. En la madurez, la cápsula estalla expulsando violentamente a las semillas. En la base de éstas se encuentra una estructura más o menos blanda y esponjosa denominada ***carúncula,*** formada a partir del tegumento externo y que no es frecuente hallar en otras semillas. La carúncula absorbe fácilmente el agua y puede, por consiguiente, resultar útil en el desencadenamiento de la germinación. Generalmente oculta al micrópilo. El hilo y el rafe son fácilmente visibles. Las cubiertas de las semillas son duras y quebradizas, brillantemente coloreadas y moteadas, dando a la semilla cierta semejanza con un coleóptero, por lo cual la planta ha recibido el nombre de *Ricinus*, término latino aplicado a una clase de insecto o ácaro.

Si se rompen las cubiertas de la semilla y ésta se secciona longitudinalmente, se observa cómo el interior está constituido principalmente por un endospermo blanco, aceitoso, con el embrión en el centro (fig. 11-11, *C*, *D*) El embrión está formado por dos cotiledones foliáceos, una plúmula completamente indiferenciada y un hipocótilo y radícula muy cortos. Esta estructura es característica de las semillas de dicotiledóneas con endospermo. El endospermo del ricino puede contener del 40 al 50 por ciento de aceite y del 15 al 20 por ciento de proteínas en forma de granos de aleurona. Contiene asimismo una substancia tóxica, la ricina. El aceite de ricino se extrae de dichas semillas.

Maíz. El conocido grano del maíz (fig. 11-12) es en realidad un fruto puesto que consta de un ovario maduro completo que contiene una sola semilla.

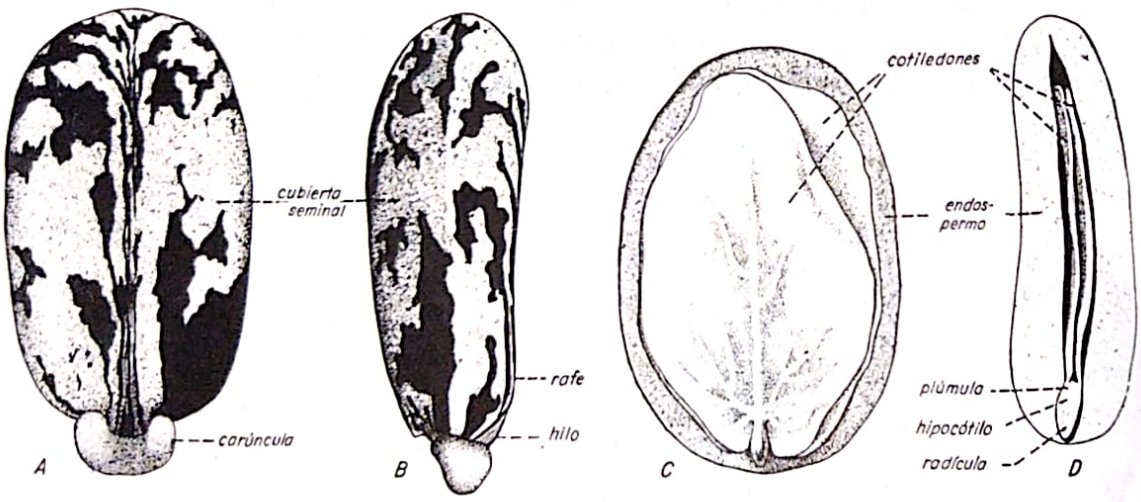


FIG. 11-11. Estructura de la semilla del ricino. *A*, vista por la cara plana; *B*, vista de perfil; *C*, la semilla hendida verticalmente después de sacadas las cubiertas seminales, mostrando los dos cotiledones delgados adosados al endospermo que les rodea; *D*, interior de la semilla cortada longitudinalmente a lo largo de su eje menor. El micrópilo está oculto por la carúncula. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

Escaneado con CamScanner

La cáscara exterior es el pericarpio, o pared ovárica, fusionada con la cubierta de la semilla. Originariamente existen dos cubiertas seminales; pero al madurar el grano desaparece la externa y el tegumento interno queda aplanado a consecuencia de la presión ejercida desde dentro de la semilla. En la madurez el pericarpio está tan firmemente fusionado con la cubierta seminal interna persistente, que el conjunto parece formar un tejido único. Sólo mediante el examen de cortes al microscopio puede discernirse la verdadera estructura. Generalmente queda parte del tejido nuclear inmediatamente por dentro de la cubierta de la semilla. La formación semejante a un pedúnculo en la parte inferior del grano, mediante el cual éste está sujeto a la espiga, es el pedúnculo de la flor y no el funículo.

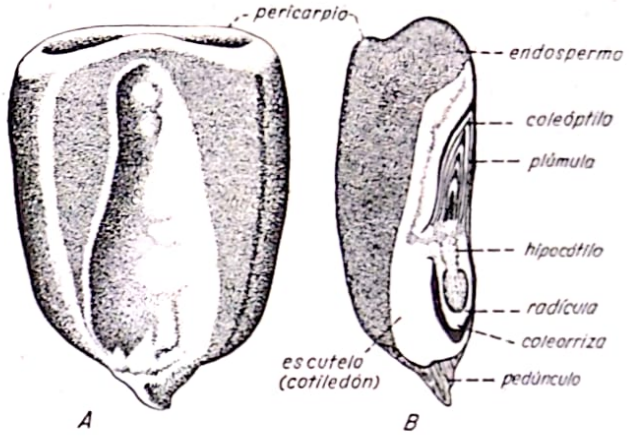


FIG. 11-12. Grano de maíz. *A*, vista de la cara embrionaria del grano; *B*, sección longitudinal perpendicular a la cara del grano. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

Generalmente, el grano presenta cierta concavidad en el lado donde se halla el embrión. Una sección longitudinal del grano pasando por el centro y formando ángulo recto con el eje ancho (fig. 11-12, *B*) pone de manifiesto al embrión sumergido en una gran masa de endospermo. La parte más externa del endospermo situada junto a la nucela está formada por una sola capa de células, denominándose ***capa de aleurona,*** llena de granos de aleurona constituidos principalmente por proteína. El endospermo restante está constituido frecuentemente por dos regiones bien definidas, un ***endospermo córneo,*** exterior, y un ***endospermo amiláceo,*** interior. Las cantidades y proporciones relativas de estas dos clases de endospermo varían en las diferentes clases de maíz. El endospermo córneo es de mayor consistencia y contiene mayor cantidad de proteína que el amiláceo.

El embrión consta de un solo cotiledón, que en los granos o cariópides recibe el nombre de ***escutelo,*** de una plúmula bien desarrollada, un hipocótilo muy corto y una radícula. El escutelo o cotiledón es un órgano absorbente ancho y aplanado adosado al endospermo. Nunca emerge de la semilla, pero absorbe el alimento del endospermo, transfiriéndolo a las partes del embrión en curso de crecimiento durante la germinación. La plúmula, consistente en el extremo del tallo en crecimiento y en uno o más primordios foliares, está completamente recubierta por una vaina denominada ***coleóptilo.*** De manera semejante, la radícula está encerrada en una vaina que recibe el nombre de ***coleorriza.*** Ambas vainas son características de todos los cereales y de otras gramíneas. El

Escaneado con CamScanner

hipocótilo es extremadamente corto y no se alarga incluso ni durante la germinación. El tallo de la plántula se desarrolla a partir de la plúmula. En general, la estructura del grano de maíz es la típica de las semillas de las monocotiledóneas con endospermo.

DISEMINACIÓN DE SEMILLAS Y FRUTOS

Las plantas superiores no pueden desplazarse del lugar en que se encuentran, permaneciendo siempre fijas allí donde se inició su desarrollo. Los frutos y las semillas de estas plantas constituyen los únicos recursos mediante los cuales pueden extenderse desde unos lugares a otros. El fruto contribuye a la diseminación de las semillas, aunque la propia semilla puede poseer estructuras que en su madurez facilitan la dispersión. La dispersión efectiva de las semillas se realiza mediante variados procedimientos, pero principalmente en virtud de la acción del viento, del agua y de los animales.

El factor más importante para la diseminación de las semillas en la naturaleza es, probablemente, el viento. Muchas especies arbóreas, como los arces, olmos, abedules, fresnos y ailantos, tienen frutos alados (fig. 11-13, *D-F*); otras, como los del género *Campis*, catalpa y muchas coníferas, poseen semillas aladas (fig. 11-13, *G, H, O*), que son transportadas a considerables distancias por el viento. El lúpulo, carpe, *Staphylea* y otras plantas producen sus semillas en el interior de frutos vesiculares (fig. 11-13, *P*), mientras que la locusta negra (fig. 11-13, *A*) y la locusta de miel poseen vainas delgadas, finas y alargadas. Ambos tipos de frutos son fácilmente arrastrados por el viento. A veces las propias semillas, como las de muchas orquídeas, son tan diminutas y ligeras que son arrastradas fácilmente por el viento como si se tratase de polvo. En el diente de león, vara de San José, lechuga silvestre, áster y otras plantas, los frutos pequeños uniseminados poseen penachos de pelos (fig. 11-13, *M, U*) que actúan como paracaídas, gracias a los cuales puede el viento transportarlos a grandes distancias.

Es interesante advertir que algunas de las peores hierbas y de las plantas que gozan de mayor expansión poseen semillas o frutos que son diseminados por este procedimiento. En *Clematis*, *Geranium* y *Erodium* (fig. 11-13, *Q-T*) el estilo de la flor persiste en el fruto y se vuelve plumoso, funcionando como los penachos de pelos de los frutos que acabamos de mencionar. En asclepias (fig. 11-13, *V*) y en el algodonero los penachos de pelos son excrecencias de las propias semillas. En las llamadas «hierbas volteadoras», como algunas bien granadas, algunas gramíneas y el falso índigo, toda la planta se rompe en la superficie del suelo e, impulsada por el viento, rueda por la tierra, distribuyendo al propio tiempo las semillas. La amapola, *Oenothera*, *Linaria* y muchas otras plantas producen diminutas semillas en el interior de cápsulas que se abren

Escaneado con CamScanner

FIG. 11-13. Dispersión de las semillas y frutos. *A*, vainas de la locusta negra; *B*, *C*, frutos espinosos del cadillo y de la bardana, respectivamente; *D-F*, frutos alados del árbol del cielo, del arce y del fresno, respectivamente; *G*, *H*, semillas aladas de *Campis* y de catalpa; *I*, fruto de la gramínea *Stipa*, con arista enrollada; *J*, fruto espinoso de *Cenchrus tribuloides*; *K*, fruto de la garrapata de pordiosero *(Bidens frondosa)* con fuertes barbas; *L*, frutos del perifollo dulce con diminutas barbas; *M*, fruto en forma de paracaídas de la vara de San José; *N*, fruto alado del abedul; *O*, semillas aladas del abeto del Canadá; *P*, fruto vesicular de *Staphylea*; *Q*, *R*, frutos plumosos de *Erodium*; *S*, *T*, frutos plumosos de *Clematis* y *Geranium*, respectivamente; *U*, fruto en forma de paracaídas del botón de oro; *V*, semilla plumosa de asclepias.

Escaneado con CamScanner

por el ápice. Cuando estas cápsulas son agitadas por el viento, las semillas se esparcen en todas direcciones.

Muchos frutos y semillas transportados por el viento van a parar a las corrientes de agua, las cuales contribuyen a su transporte a lugares alejados. Ello ocurre principalmente en el caso de las semillas y frutos de plantas que crecen en las orillas de los ríos o cercanas a ellos. Los frutos ligeros de la ambrosía y de muchas juncias son transportados probablemente mediante este procedimiento. Las semillas de algunos nenúfares poseen cubiertas boyantes que les permiten flotar. La distribución de los cocoteros a lo largo de las costas de los mares tropicales es atribuible, por lo menos en parte, a la cáscara externa del fruto, boyante y resistente a la sal y al agua.

Otro método menos común mediante el cual las plantas dispersan sus semillas, lo constituyen los frutos explosivos. En algunas arvejas y otras legumbres, al madurar la vaina, se ejercen en los tejidos fuerzas y tensiones desiguales que finalmente determinan que aquélla se abra bruscamente, dispersando sus semillas en todas las direcciones. Después de que ello ha ocurrido, las dos valvas de la vaina permanecen retorcidas o enrolladas. Las cápsulas del hamamelis y del ricino expulsan violentamente sus semillas de una manera semejante. En el «pepinillo del diablo» y en el «no me toques» las semillas son expulsadas mientras el fruto es todavía blando y suculento. En este caso, las fuerzas osmóticas o de turgencia determinan probablemente el estallido del fruto.

Los animales contribuyen de diferentes maneras a la diseminación de las semillas. En algunos casos, como ocurre con muchos frutos carnosos, las semillas pueden pasar a lo largo del tubo digestivo del animal sin sufrir ningún daño, cuando el fruto es ingerido. Los pájaros distribuyen de este modo las semillas de muchas bayas y de otros frutos carnosos. A veces, sólo la parte carnosa del fruto es comida y las semillas desechadas en lugares donde originarán nuevas plantas. Las ardillas y otros animales intervienen en la diseminación de algunas especies como el cornejo hembra, nogal americano, nogal y roble, recolectando sus frutos y escondiéndolos en determinados lugares. Muchas especies vegetales producen frutos o semillas que se adhieren a las pieles o pelos de los animales o a los vestidos del hombre, siendo distribuidos de este modo. En la llamada «piojos de mendigo» *(Desmodium canadense)*, en *Bidens frondosa*, en el cadillo y en la bardana, ello se realiza mediante los ganchos o barbas del fruto (fig. 11-13, *B*, *C*, *J-L*). Los granos de muchas gramíneas tienen largas aristas (fig. 11-13, *I*) y otras estructuras que les permiten adherirse a la lana de las ovejas y a otros animales. Las semillas del muérdago son pegajosas y se adhieren a las patas de los pájaros, por medio de los cuales son transportadas de un árbol a otro.

Muchos otros ejemplos de este tipo de dispersión cabría aducir aquí. Debería, quizás, mencionarse que la más amplia dispersión de las especies vege-

Escaneado con CamScanner

tales útiles ha sido la realizada por el propio hombre mediante sus actividades agrícolas e industriales. Al propio tiempo ha contribuido a la introducción de muchas malas hierbas que se encuentran presentes en los cultivos.

VIABILIDAD, LONGEVIDAD Y LETARGO DE LAS SEMILLAS

Viabilidad y longevidad de las semillas. Según se afirmó ya con anterioridad, la semilla alberga un embrión durmiente. En condiciones adecuadas, este embrión es capaz de germinar, es decir, de proseguir el crecimiento y dar lugar con ello a una nueva planta. Mientras estas condiciones no se alcanzan, la semilla permanece aletargada, y si las condiciones son desfavorables, el embrión puede morir. Por ***vitalidad*** o ***viabilidad*** de las semillas se entiende su capacidad para reanudar el crecimiento o germinar. Por ***longevidad*** se entiende el tiempo durante el cual la semilla puede permanecer aletargada sin perder por ello su capacidad de germinar. Ambos son factores variables en cualquier semilla, puesto que dependen no sólo de la especie a que pertenece, sino también de las condiciones bajo las cúales se ha formado, así como también de las condiciones a las cuales ha quedado sometida después de haber sido expulsada de la planta madre.

Las semillas producidas por plantas débiles, espigadas, y las semillas inmaturas, presentan a veces un déficit de alimentos de reserva almacenados y por otras causas pueden quedar tan debilitadas que su vitalidad quede reducida. Si se plantan, estas semillas darán lugar generalmente a plantas débiles. La temperatura y otros factores bajo los cuales se forman las semillas de la planta pueden afectar asimismo a su vitalidad, puesto que afectan a las condiciones fisiológicas que acompañan al desarrollo de las semillas dentro del óvulo.

Muchas semillas conservan mejor su vitalidad en condiciones de almacenamiento relativamente secas y con una temperatura mediana o baja. La cantidad de agua en la semilla está estrechamente correlacionada con la capacidad por parte de ésta para resistir a las temperaturas extremas. Cuando las semillas son muy secas, pueden quedar sometidas a temperaturas muy bajas o muy elevadas, sin que quede por ello afectada su viabilidad. De hecho, la variación de temperatura que las semillas secas pueden resistir sin sufrir daños, es mucho más amplia que la de cualquier otro órgano de la planta. La remolacha azucarera seca, por ejemplo, presenta el 96 por ciento de germinación después de haber sido sometida por espacio de 30 minutos a la temperatura de —180°C. En el otro extremo de temperaturas, las semillas del loto se ha indicado que pueden germinar todavía después de haber quedado sometidas durante 16 horas a una temperatura de +103°C. La mayoría de las semillas, cuando están secas, no sufren daños a temperaturas tan bajas como son —10° a —20°C. Es, en parte,

Escaneado con CamScanner

por esta razón que pueden resistir condiciones desfavorables que probablemente causarían la muerte de los órganos vegetativos.

Se ha comprobado que las semillas de las plantas cultivadas conservan mejor su viabilidad cuando se guardan en condiciones uniformes y preferentemente a temperaturas relativamente bajas y a humedad también baja. Por el contrario, las semillas de los sauces, chopos y algunos arces mueren si se las deja secar. Las semillas de muchas hierbas pueden permanecer en el suelo y quedar sometidas a toda suerte de condiciones adversas, a veces durante años, sin perder por ello su vitalidad.

Aparte del efecto de las condiciones externas, existe gran variación entre las diferentes especies de plantas en lo que concierne a la longevidad de sus semillas. En algunos casos, las semillas permanecen viables sólo durante un corto tiempo, independientemente de las condiciones externas a que han quedado sometidas. En otros casos, las semillas conservan su viabilidad durante muchos años, si bien todas pierden esta viabilidad con el tiempo. La mayor longevidad registrada para las semillas es la de las semillas del loto indio, que fueron capaces de germinar después de haber quedado enterradas en una turbera probablemente durante más de 200 años. La longevidad de muchas semillas es decididamente menor, aunque se conoce que algunas legumbres conservan su viabilidad por espacio de 50 años o más. Las semillas de la mostaza negra, la bien granada común, la bolsa de pastor, álsine y otras hierbas se ha visto que pueden germinar después de permanecer enterradas en el suelo por espacio de más de 30 años. La semilla de la cebolla, por otra parte, pierde rápidamente su viabilidad después de transcurrido un año y muchas semillas de vegetales hortícolas permanecen viables únicamente por espacio de 3 a 5 años, incluso en las mejores condiciones de almacenamiento. Las semillas de los sauces y chopos permanecen viables sólo durante un corto tiempo después de que se han formado en la planta, muriendo poco después de que han caído al suelo si no logran germinar.

La causa de la muerte de las semillas no ha sido suficientemente aclarada, aunque en algunos casos se ha pensado en la gradual desnaturalización de las proteínas y posiblemente de otros constituyentes del protoplasma del embrión, pudiendo contribuir asimismo otros cambios químicos. Que no es debida al consumo gradual de los alimentos almacenados a consecuencia de la continua aunque débil respiración de la semilla, se demuestra por el hecho de que quedan todavía gran cantidad de substancias nutritivas almacenadas después de que las semillas han perdido su viabilidad.

Letargo de las semillas. Las semillas de algunas plantas pueden germinar tan pronto como han alcanzado la madurez en la planta. No es raro encontrar en una estación lluviosa al maíz dulce que germina en la espiga que ha caído al suelo o a las judías y guisantes brotando en las vainas en que se formaron. El trigo germina rápidamente en la garbera en tiempo lluvioso Sin

Escaneado con CamScanner

embargo, en la mayoría de las especies, y especialmente en muchas plantas silvestres, las semillas presentan un claro período de reposo durante el cual no germinan aun cuando se las rodee de todas las condiciones favorables para la germinación. Este período de letargo puede durar únicamente hasta la primavera siguiente o puede prolongarse por espacio de varios años. La germinación diferida de estas semillas puede ser debida a la naturaleza de las cubiertas seminales, al estado del embrión o a la combinación de estos dos factores. Podemos designar al primero de estos dos tipos como ***letargo debido a las cubiertas seminales*** y al segundo como ***letargo embrional.***

Letargo debido a las cubiertas seminales. Cuando la germinación diferida es debida a la naturaleza de las cubiertas seminales, puede obedecer: 1) ***a la impermeabilidad de la cubierta seminal para el agua;*** 2) ***a la impermeabilidad de la cubierta seminal para el oxígeno,*** o 3) ***a la resistencia mecánica de la cubierta seminal a la expansión del embrión y del contenido de la semilla.*** En todos estos tres casos la germinación se verifica cuando las cubiertas de las semillas se adelgazan, frotándolas con materiales abrasivos, se humedecen con ácido sulfúrico concentrado, se rompen de alguna otra manera que no perjudiquen al embrión o, simplemente, se quitan.

Las semillas de muchas leguminosas, como el cafeto de Kentucky, la locusta negra, la locusta de miel, el árbol de Judas y las duras semillas de los tréboles y de la alfalfa, pertenecen a la primera categoría. Se ha comprobado que cuando las semillas de los tréboles y de la alfalfa se mondan a mano, el 90 por ciento de las mismas son resistentes (es decir, durmientes), mientras que sólo lo son menos del 20 por ciento si dicha operación se realiza por medios mecánicos. La máquina, en este caso, perjudica lo suficiente a las cubiertas seminales para hacerlas penetrables por el agua. Las semillas de *Canna* y de muchas otras especies vegetales son también impermeables al agua.

El ejemplo más conocido de una semilla cuyas cubiertas sean impermeables al oxígeno es el de la semilla del cadillo común *(Xanthium).* El fruto espinoso de esta planta contiene dos semillas, cada una de las cuales presenta una exigencia mínima de oxígeno para la respiración, necesitando la semilla superior más oxígeno que la inferior. Si se quitan las cubiertas seminales o se someten las semillas a elevadas temperaturas o al oxígeno puro, germinan generalmente con facilidad. En ambos casos llega a los embriones la cantidad de oxígeno suficiente, mientras que ello no ocurre así cuando las cubiertas seminales permanecen intactas. En la naturaleza, la semilla inferior, que tiene una menor exigencia de oxígeno, germina al año siguiente a su formación, siendo facilitada la germinación por las heladas, el calor u otras condiciones que modifican gradualmente a las cubiertas seminales. Este tipo de letargo se encuentra también en otras compuestas y en algunas gramíneas. Es posible que al no poderse escapar el anhídrido carbónico originado en la semilla, pueda contribuir asimismo al letargo de muchas semillas.

Escaneado con CamScanner

Las cubiertas seminales del plantago de agua *(Alisma plantago)*, de la bien granada *(Amaranthus retroflexus)* y probablemente de muchas otras plantas, permiten la entrada al interior de la semilla tanto al oxígeno como al agua, pero dichas cubiertas son tan fuertes que la expansión de su contenido no llega a romperlas y, por consiguiente, no pueden germinar las semillas. En este caso la germinación se realiza fácilmente cuando las cubiertas seminales se rompen o debilitan de alguna manera que no cause daños al embrión.

Letargo embrional. El letargo del embrión puede ser debido a un desarrollo rudimentario o insuficiente del mismo o a que éste no logre despertar o emergir de su estado de reposo.

En el capítulo dedicado a las flores, se indicó ya que algunas semillas maduran y son expulsadas de la planta antes de que el embrión se haya desarrollado más allá de su estado de proembrión. En algunos casos el desarrollo va muy poco más allá de la fecundación del huevo. Cuando esto se realiza, las semillas quedan siempre retrasadas en su germinación debido al tiempo que tarda el embrión en desarrollarse después que han alcanzado las condiciones favorables para la germinación. Pueden necesitarse varias semanas e incluso meses antes de que el embrión pueda emergir de la semilla. Este tipo de letargo está muy difundido en varios grupos de plantas con semillas, encontrándose en las gimnospermas *(Ginkgo* y *Gnetum)*, monocotiledóneas (violeta diente de perro, *Erythronium denscanis* y otras Liliáceas), y dicotiledóneas (acónito de invierno, *Eranthis hyemalis;* botón de oro, *Ranunculus ficaria*, y otras).

Algunos de los casos más interesantes de letargo, así como también los más difíciles de superar, son aquellos en los que los embriones están persistentemente aletargados. Tales semillas dejan de germinar incluso cuando se quitan las cubiertas seminales y las semillas se colocan en las mejores condiciones para que la germinación tenga lugar. Ésta sólo se realiza después que una serie de cambios, generalmente denominados «postmaturatorios», han tenido lugar en el embrión. A esta clase pertenecen muchos árboles, arbustos y otras plantas salvajes, así como también muchas de las especies cultivadas. Entre las especies forestales en que ello ocurre, pueden mencionarse los tilos, el tulípero, fresno, pinos, abeto del Canadá y otras coníferas, cornejo hembra, espino albar y *Viburnum*. Las semillas de algunos frutos como las manzanas, peras, melocotones, ciruelas y cerezas y de plantas con flores como el acebo, iris, lirio de los valles, sello de Salomón y centenares de otras especies poseen también embriones que tienen que sufrir los cambios indicados antes de que puedan germinar. En la Naturaleza, la postmaturación tiene lugar a veces durante el invierno, pudiendo las semillas germinar en primavera. Frecuentemente el proceso continúa por espacio de algunos años, teniendo lugar anualmente cierto grado de germinación. Este procedimiento constituye un método muy eficiente de perpetuación de una especie y de conservarla a través de condiciones desfavorables para el crecimiento.

Escaneado con CamScanner

Los cambios que tienen lugar durante la postmaduración de las semillas no han sido suficientemente estudiados en muchas especies. En el espino albar la acidez del jugo celular de los cotiledones aumenta gradualmente a medida que las semillas van siendo capaces de germinar. Esta acidez incrementada acelera aparentemente los procesos fisiológicos del embrión, necesarios para el crecimiento ulterior.

Se ha comprobado que muchas semillas de este tipo pueden hacerse germinar si se las estratifica a bajas temperaturas. Un ámbito de temperatura de 0 a 10°C se ha visto que es el más efectivo para la mayoría de las especies estudiadas. Entiéndese por estratificación la colocación de las semillas entre capas de arena, serrín, turba u otro material, manteniéndolas húmedas a bajas temperaturas. Se ha observado que la turba es mucho más efectiva para este propósito que cualquier otro material. La postmaduración se realiza asimismo mejor cuando las semillas están esparcidas o mezcladas con la turba. El período de tiempo necesario para la postmaduración de las semillas oscila entre 1 y 6 meses, según la especie. Este método de vencer el letargo de las semillas de embrión aletargado es de considerable importancia práctica en los viveros para la propagación de las especies con semillas de este tipo.

GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS

Condiciones necesarias para la germinación. La reanudación del crecimiento de un embrión después de que ha permanecido aletargado en la semilla se denomina germinación de la semilla. Incluso con semillas que no están aletargadas en el sentido descrito en el apartado precedente, deben prevalecer ciertas condiciones antes de que pueda reanudarse el crecimiento. Las más importantes entre las mismas son el ***aporte de agua,*** el ***aporte de oxígeno*** y una ***temperatura favorable.*** La ***luz*** es también necesaria o por lo menos influye también en la aceleración de la germinación de algunas semillas, mientras que la oscuridad es necesaria para otras.

Aporte de agua. Las semillas maduras contienen generalmente el 15 por ciento de agua o una cantidad menor. Este bajo contenido de agua es uno de los factores más importantes entre los que contribuyen a mantener aletargada a la semilla. El protoplasma y las substancias que lo forman, así como también el alimento en ellas almacenado, se hallan en una forma tan concentrada en la semilla en reposo que reducen de manera importante la intensidad de la actividad fisiológica. Por consiguiente, antes de que el embrión pueda proseguir su crecimiento, debe absorber agua. Sin embargo, no es necesario que las semillas queden inmergidas en agua. De hecho, es mucho mejor mantenerlas en una atmósfera húmeda, puesto que el recubrirlas con agua limita el aporte de oxígeno a las semillas. Algunas semillas poseen una notable capacidad para

Escaneado con CamScanner

absorber el agua. Frecuentemente pueden obtener tanta agua de un suelo aparentemente seco como pueden hacerlo del agua pura, proporcionándoles suficiente cantidad de agua para su germinación cualquier suelo desecado por el aire. Es precisamente esta capacidad de absorción de la humedad por parte de las semillas lo que hace que éstas comiencen a germinar cuando se hallan almacenadas en una atmósfera húmeda. En muchos casos, las cubiertas seminales están constituidas por coloides hidrófilos. La absorción del agua por parte de estas cubiertas hace que se hinchen y debiliten, permitiendo con ello al embrión abrirse paso a través de las mismas. Incluso en aquellas semillas cuyas cubiertas no absorben fácilmente el agua ni se hinchan, la expansión del interior de la semilla debida a la absorción del agua es generalmente lo suficientemente fuerte como para determinar el estallido de las cubiertas seminales.

Las reservas de alimento almacenadas se hallan frecuentemente en forma insoluble. Antes de que puedan ser utilizadas por el embrión deben convertirse en solubles y difusibles. El proceso mediante el cual ello se realiza es la ***digestión.*** Este proceso se estudiará en el capítulo siguiente, pero puede avanzarse ya aquí que sólo es posible su realización si se dispone de agua abundante. La digestión de los alimentos es también necesaria para proporcionar los materiales para la ***respiración*** incrementada de la semilla, la cual siempre se realiza durante la germinación. Así, la disponibilidad de agua es de primera importancia para la germinación de la semilla. De hecho, la hinchazón de la semilla a consecuencia de la absorción de agua es el primer indicio de que la germinación se realiza.

Aporte de oxígeno. Incluso en su estado más quiescente, la semilla respira. Sin embargo en estado de letargo, la respiración de la semilla es generalmente tan débil que resulta difícilmente detectable. La respiración consiste en la oxidación del alimento como fuente inmediata de energía para conservar la vida. Cuando el embrión reanuda su crecimiento, se necesita mucha mayor energía, por lo que la respiración se incrementa, siendo por ello necesario un aporte de oxígeno. En muchas semillas las cubiertas seminales deben imbibirse en agua antes de que el oxígeno pueda difundirse fácilmente a través de ellas, pero, según se dijo anteriormente, ello no significa que las semillas deban sumergirse en el agua. Se conocen unas pocas clases de semillas que son capaces de germinar en ausencia completa de oxígeno, pero son muy pocas las que pueden ultimar el proceso germinativo en dichas condiciones.

Temperatura favorable. La temperatura necesaria para la germinación de las semillas varía según las diferentes clases de éstas. Cada clase tiene un ámbito de temperaturas dentro de las cuales pueden germinar las semillas. La temperatura más baja de este ámbito es el mínimo, la temperatura más favorable constituye el óptimo y la más elevada el máximo. Estas tres temperaturas son las denominadas temperaturas críticas. Las temperaturas críticas para la germinación no son absolutamente fijas para una especie determinada, sino que

Escaneado con CamScanner

oscilan con diferentes muestras de la misma especie debido a las grandes diferencias resultantes derivadas de las condiciones bajo las cuales las semillas se formaron en la planta o fueron almacenadas. La mayoría de las semillas dejan de germinar a temperaturas bajas de 0 a 5°C, o altas de 45 a 48°C. El óptimo para muchas semillas se sitúa entre 25 y 30°C. Sin embargo, existen diferencias tan elevadas entre las diferentes clases de semillas que estas estimaciones tienen una aplicación muy limitada. La mejor temperatura para la germinación debe determinarse para cada clase de semillas. La temperatura ejerce principalmente su efecto sobre los procesos fisiológicos que se realizan dentro de la semilla durante la germinación de la misma.

Luz. La luz es probablemente de mayor importancia para la germinación de la semilla que lo que hasta ahora se había supuesto. El investigador alemán Kinzel, quien ha estudiado por espacio de muchos años la influencia de la luz sobre la germinación de las semillas, ha observado que, de 964 especies de plantas estudiadas, las semillas de 672 eran favorecidas por la luz, 258 eran inhibidas y 34 resultaron indiferentes. Una amplia gama de plantas se incluyó en este estudio. Es interesante advertir que una gran mayoría de las semillas (el 70 por ciento) resultaban favorecidas por la luz. Entre ellas figuran muchas gramíneas, la primavera de noche *(Oenothera biennis)*, la lengua de vaca amarilla *(Rumex crispus)*, el gordolobo común *(Verbascum thapsus)*, lisimaquia *(Lythrum salicaria)* y la planta linterna china *(Physalis franchetti)*. El muérdago *(Viscum album)* y otras pocas no germinan en absoluto en ausencia de luz.

La luz interfiere con la germinación de las semillas de varias especies de *Phacelia*, ajo cebollino *(Allium schoenoprasum)* y otras Liliáceas, el ajenuz de jardín *(Nigella sativa)*, varios miembros de la familia de la bien granada y con el estramonio *(Datura stramonium)*. Los granos pequeños, el maíz y muchas legumbres como las judías y el trébol, germinan tanto en la luz como en la oscuridad.

Se ha comprobado que ciertas condiciones pueden desplazar total o parcialmente el efecto de la luz en las semillas sensibles a este agente. Éstas varían según las diferentes especies, pero entre las mismas pueden mencionarse la remoción o las lesiones de las cubiertas seminales, el mantener a las semillas en atmósfera de oxígeno puro, el tratamiento de las mismas con ácidos y otras substancias químicas, especialmente con compuestos nitrogenados, temperaturas intermitentes o temperaturas constantemente elevadas y la postmaduración en almacenamiento seco. Algunas de ellas influyen sobre un tipo determinado de semillas y otras sobre otro.

Actividades que acompañan a la germinación. Cuando se hallan presentes todas las condiciones necesarias para la germinación, la semilla puede comenzar a germinar. Para suministrar a la semilla todas estas condiciones generalmente las colocamos en el suelo húmedo o en un medio apropiado para la germinación. El primer indicio visible de la germinación es el hinchamiento

Escaneado con CamScanner

de las semillas y frecuentemente el reblandecimiento de las cubiertas seminales debido a la absorción de agua. En las semillas con cubiertas duras, el tamaño de la semilla no puede cambiar hasta que el hinchamiento del interior de la semilla hace estallar a las cubiertas.

Después de que las semillas han quedado imbibidas por el agua, se inicia en su interior una intensa actividad fisiológica. Mediante enzimas, los alimentos almacenados son digeridos, pasando a una forma soluble que puede ser asimilada por el embrión. La respiración queda notablemente incrementada, como puede demostrarse por el calor producido y por la eliminación de grandes can-

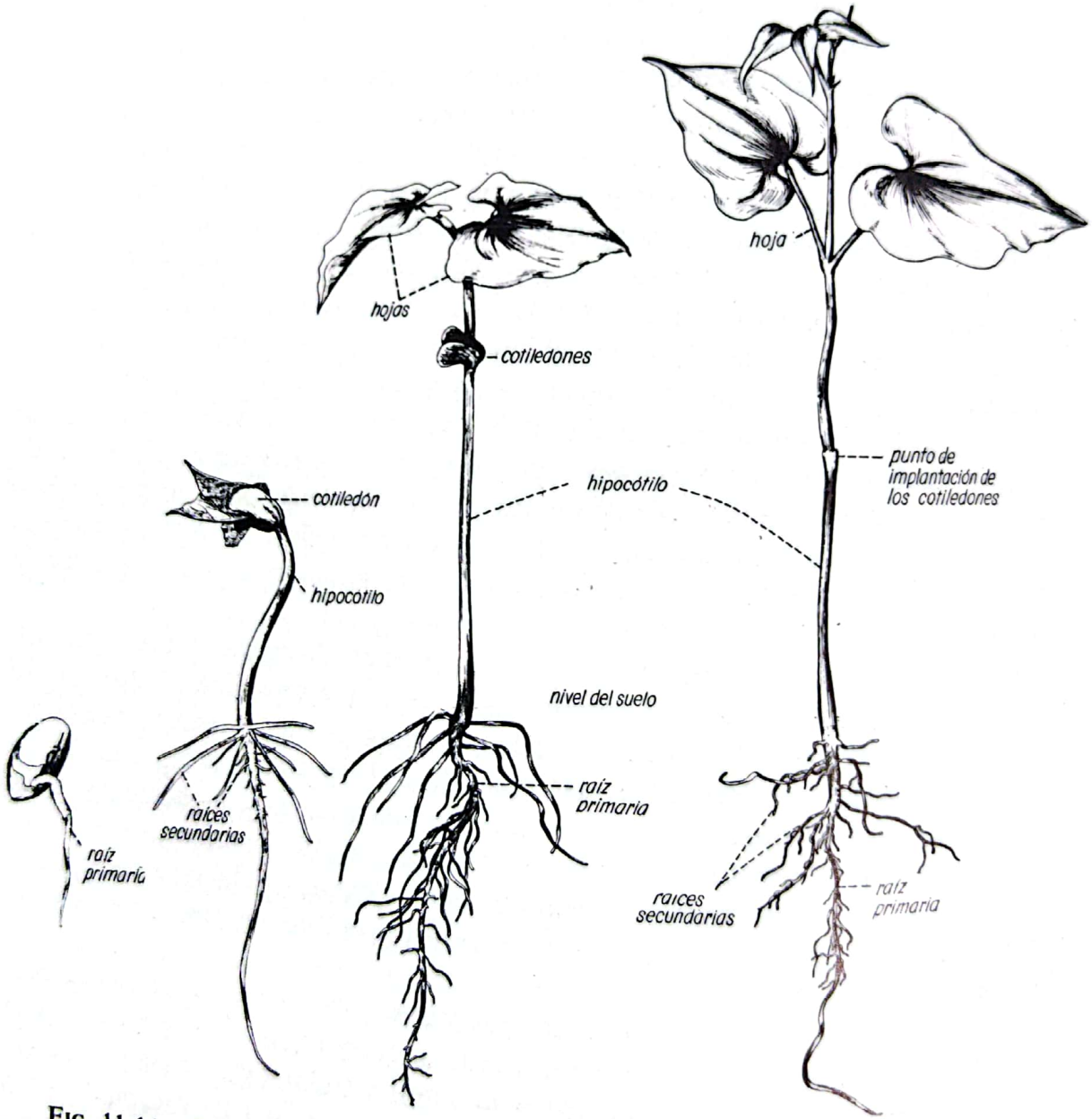


FIG. 11-14. Estadios sucesivos de la germinación de la judía y formación de la plántula. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

Escaneado con CamScanner

tidades de anhídrido carbónico por parte de la semilla. El propio embrión aumenta considerablemente de tamaño mediante la absorción de agua, y el protoplasma de sus células vivas se hace más diluido y, por consiguiente, capaz de reanudar la actividad fisiológica. A consecuencia de la transferencia de los alimentos digeridos a los puntos de crecimiento de la radícula y de la plúmula, estos órganos comienzan a crecer. La radícula inicia primero su crecimiento generalmente y es la primera parte del embrión en emerger de la semilla. En algunas semillas, como la judía, el hipocótilo en conjunto, se alarga mucho, llevando consigo a los cotiledones y a la plúmula fuera de la semilla, después de que la radícula ha emergido (fig. 11-14). En otras, como el guisante, el hipocótilo no se alarga pero sí lo hace la propia plúmula, dejando a los cotiledones, todavía recubiertos por las cubiertas seminales, dentro del suelo (fig. 11-15). En las semillas con endospermos, los alimentos almacenados son digeridos y transferidos a los cotiledones del embrión y de ellos a la radícula y a la plúmula. En las gramíneas, el único cotiledón permanece unido al endospermo como órgano absorbente, y sólo se alargan la radícula y la plúmula. En este caso el embrión permanece permanentemente debajo del suelo.

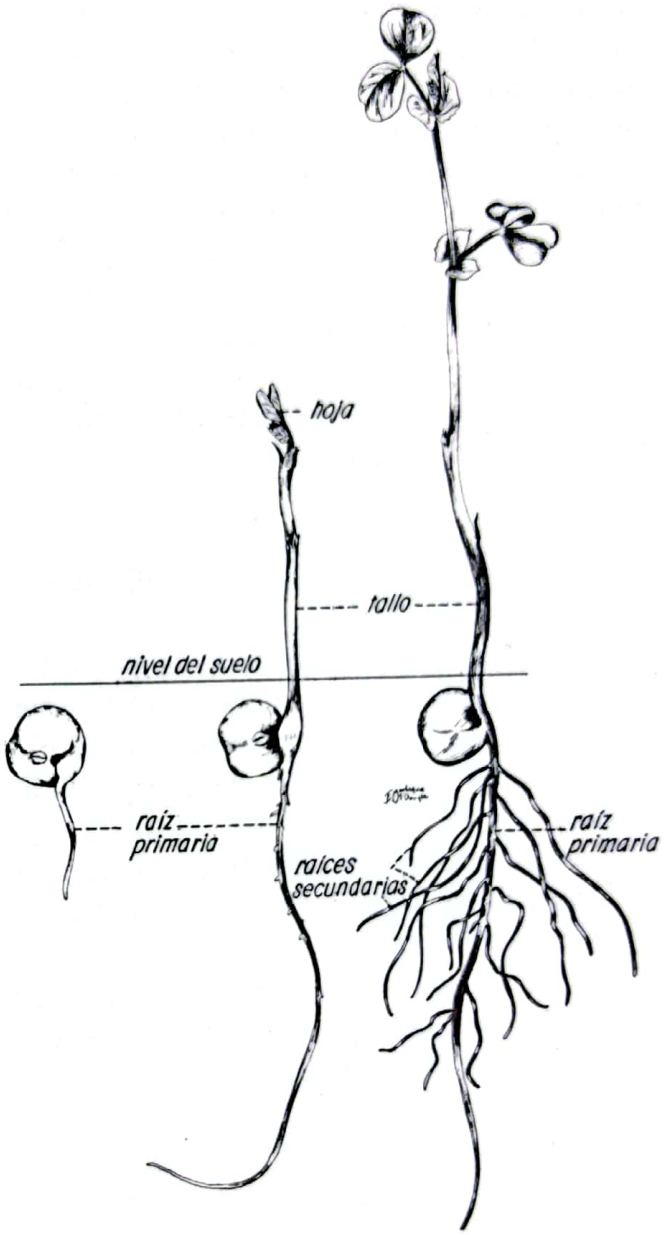


FIG. 11-15. Estadios sucesivos en la germinación de la semilla de guisante y formación de la plántula. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

La mayor parte del aumento de tamaño del embrión es debida a la expansión de las células ya presentes en él. Todo el embrión de la semilla consta de células indiferenciadas o sólo parcialmente diferenciadas. La diferenciación completa se realiza con la germinación. En los extremos en crecimiento de la radícula y de la plúmula tiene lugar la división celular. Por consiguiente, el crecimiento del embrión resulta tanto de la división celular como del crecimiento

Escaneado con CamScanner

de las células. Como resultado de esta actividad, la radícula se convierte en una raíz funcional, la plúmula en un brote vegetativo funcional que produce el tallo y las hojas y todo el embrión se convierte en una plántula. Se dice que una semilla ha germinado cuando la radícula ha emergido de la cubierta seminal, pero la germinación únicamente se considera completa cuando la plántula se ha convertido en una planta independiente. El tiempo necesario para que ello se realice varía mucho según las diferentes especies. Algunas semillas como la mostaza o el rábano comienzan generalmente a germinar después de un día y completan el proceso en una semana o menos. Otras semillas necesitan un período mucho más prolongado. En el caso de semillas con embriones muy rudimentarios, transcurren muchas semanas antes de que el embrión salga fuera de las cubiertas seminales.

PLÁNTULAS

Según se dijo previamente, la plántula es la joven planta recién salida de la semilla durante la germinación, resultante del crecimiento reanudado del embrión. La fase de plántula dura desde el momento en que el embrión emerge de la semilla hasta que se hace independiente de los alimentos en ella almacenados.

Las plántulas son de diferentes tipos, según sea la manera como funcionan los cotiledones durante la germinación. Las figuras 11-14 a 11-17 representan los diferentes tipos.

En la judía común (fig. 11-14) el alimento se almacena principalmente en los cotiledones. Después de la digestión es transportado al hipocótilo, a la radícula y a la plúmula. La radícula emerge primero, después de lo cual el hipocótilo se alarga, llevando consigo a los dos cotiledones y a la plúmula. Bajo el estímulo de la gravedad la radícula se dobla hacia abajo en el suelo, mientras que el hipocótilo se alarga en dirección opuesta. Muchos pelos radicales se forman en la radícula y las raíces secundarias comienzan a desarrollarse casi inmediatamente. Todas ellas tienden conjuntamente a mantener a la plántula en posición. Al principio existe una clara curvatura del hipocótilo, pero al avanzar la germinación se endereza y los dos cotiledones se extienden separadamente para ocupar posiciones opuestas sobre el hipocótilo. Durante este tiempo la plúmula se desarrolla rápidamente y diferencia las dos primeras hojas funcionales del follaje. Frecuentemente los cotiledones forman clorofila y, por consiguiente, pueden realizar la fotosíntesis por algún tiempo, pero nunca adquieren la configuración y forma de las verdaderas hojas. El alimento en ellos almacenado es digerido gradualmente y transferido a las partes en crecimiento de la joven planta, donde tiene lugar su consumo. Finalmente se arrugan y caen. Por este tiempo, la plúmula se ha convertido ya en un brote vegetativo en activo

Escaneado con CamScanner

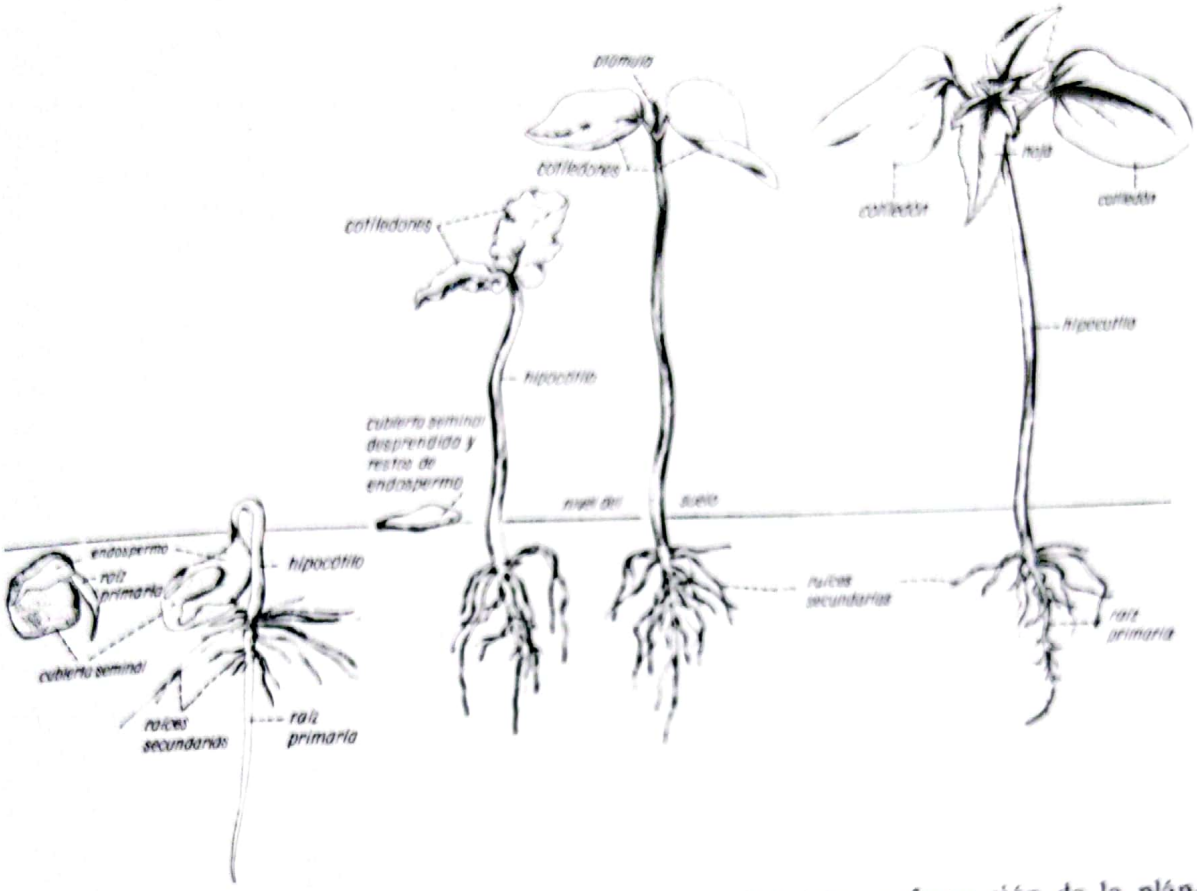


FIG. 11-16. Estadios sucesivos de la germinación del ricino y formación de la plántula. Los cotiledones se transforman en las primeras hojas verdes. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

crecimiento, el hipocótilo en un tallo funcional y la radícula en una raíz con muchas ramificaciones. En esta fase, la plántula es una planta independiente.

En la judía, como prácticamente en todas las demás dicotiledóneas, las dos primeras hojas del follaje que se forman son completamente diferentes en forma y aspecto de las que se formarán más tarde. Al igual que otras plantas que tienen hojas compuestas cuando adultas, las dos primeras hojas de la judía son sencillas.

En el guisante (fig. 11-15), el hipocótilo nunca se alarga, por lo que los cotiledones permanecen enterrados en el suelo. La radícula emerge en primer lugar, como en la judía, pero la plúmula se desarrolla más rápidamente, originando el primer tallo verdadero de la planta, así como a las hojas. Los cotiledones se desintegran, finalmente, una vez consumido por parte de la plántula el alimento en ellos almacenado.

La germinación del ricino (fig. 11-16) es algo semejante a la del guisante salvo que aquí los cotiledones son formaciones relativamente delgadas que funcionan primero como órganos absorbentes y más tarde como verdaderas hojas. El endospermo de la semilla es elevado con los cotiledones al alargarse el hi-

Escaneado con CamScanner

pocótilo. Los cotiledones no se extienden, separándose por completo, hasta que el endospermo ha sido consumido casi completamente. Cuando finalmente lo hacen, el endospermo restante se seca y se desprende. Frecuentemente los restos del endospermo y de las cubiertas seminales rotas quedan adheridos por algún tiempo a los cotiledones. La plúmula del ricino requiere un tiempo considerable para su desarrollo, puesto que en la semilla apenas si es más que una masa indiferenciada de células. Los cotiledones se hacen verdes y funcionan como hojas del follaje durante largo tiempo. Este método de germinación es característico de las semillas de dicotiledóneas con endospermo.

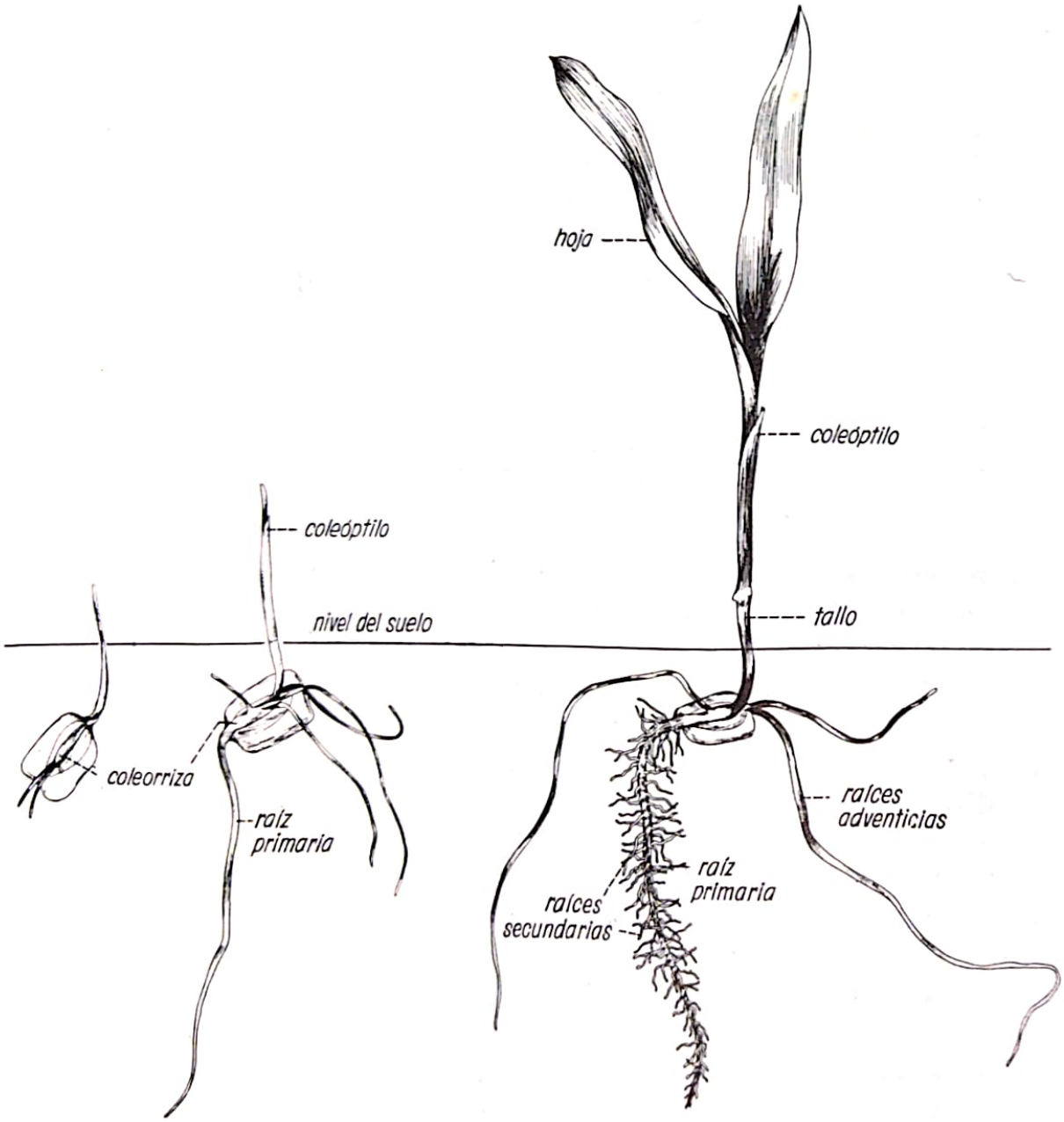


FIG. 11-17. Estadios sucesivos en la germinación del grano de maíz y formación de la plántula. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

Escaneado con CamScanner

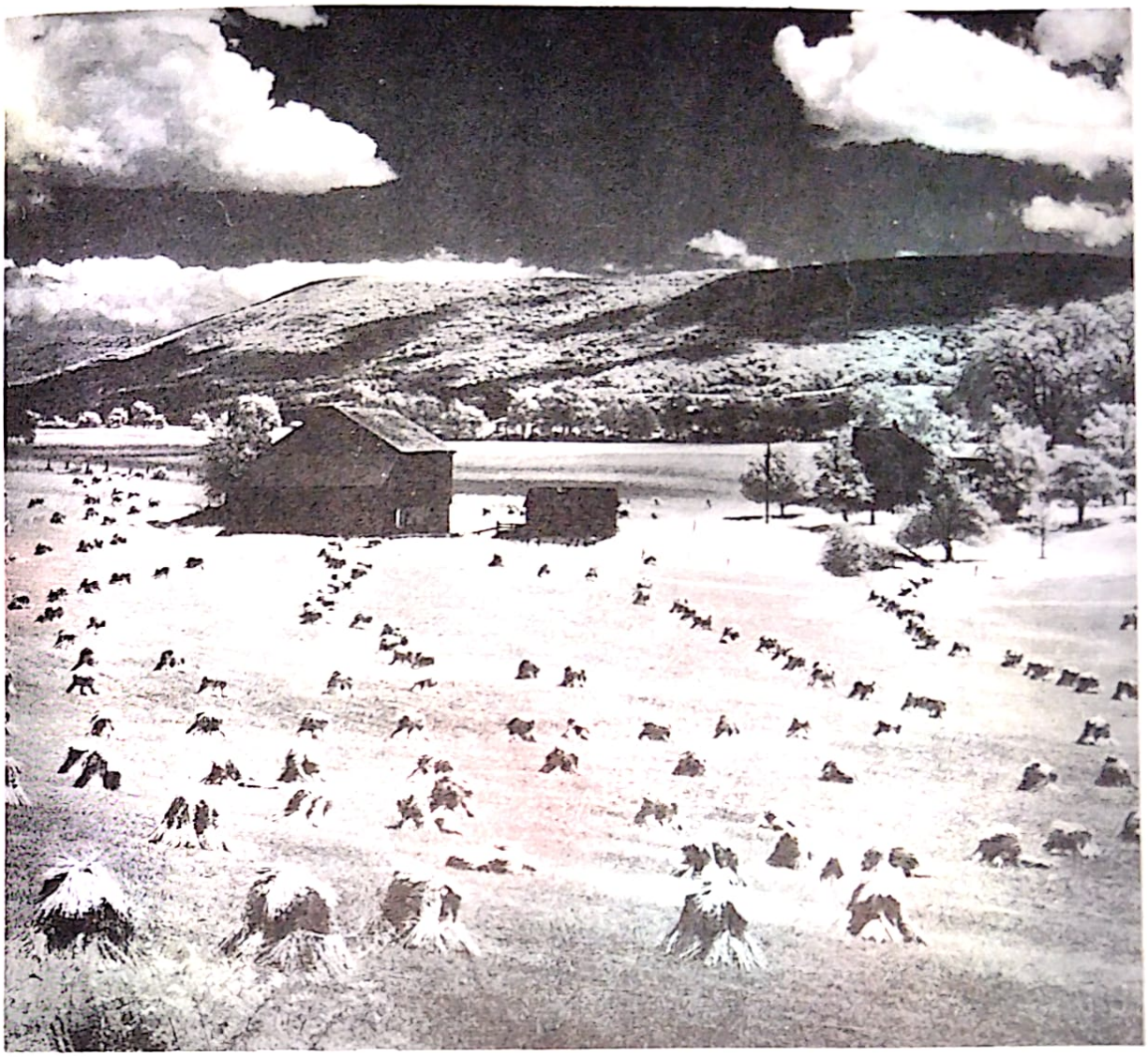
La germinación del maíz (fig. 11-17) puede considerarse como típica de los cereales y de otras gramíneas. En este caso existe únicamente un cotiledón, el escutelo, y funciona exclusivamente en la absorción del alimento digerido del endospermo, transportándolo a las partes que crecen. Todo el crecimiento de la plántula es debido al alargamiento de la radícula y de la plúmula. El hipocótilo, como en el caso del guisante, no se alarga. La radícula emerge en primer lugar pero es seguida casi inmediatamente por la plúmula. La radícula atraviesa gradualmente la coleorriza y forma la raíz primaria. Las raíces adventicias comienzan en seguida a desarrollarse a partir del lugar de origen de la radícula en el hipocótilo. Estas raíces adventicias se desarrollan muy rápidamente, formando un extenso sistema radicular. La raíz primaria es, generalmente, de corta duración. Más tarde se forman también raíces adventicias en los primeros nudos del tallo.

El coleóptilo sigue el ritmo de crecimiento de la plúmula durante algún tiempo, pero se rompe finalmente al emerger las dos primeras hojas verdaderas. Cuando la germinación ha terminado y la plántula se ha convertido ya en una planta independiente del endospermo, lo que sobra de la semilla se pudre gradualmente en el suelo.

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tacna 250-Magdalena

Escaneado con CamScanner

Escaneado con CamScanner



Productos del metabolismo y del crecimiento — cosecha de trigo en Pensilvania. *(Fotografía por Robert S. Beese, State College, Pa.)*

12. Metabolismo: fase catabólica. Digestión, respiración, fermentación

En el capítulo 5 se estudió la fase anabólica del metabolismo integrada, como se recordará, por procesos de carácter constructivo o sintético. La fase catabólica, objeto del presente capítulo, consta, por el contrario, de procesos de carácter desintegrador. Los principales procesos catabólicos son la digestión, la respiración y la fermentación. Ambas fases son esenciales para el adecuado equilibrio fisiológico de la planta, que culmina en la asimilación y el crecimiento, conservando al vegetal en buenas condiciones de vida. Debe recordarse, que la capacidad para realizar el metabolismo en conjunto, constituye una de

Escaneado con CamScanner

las propiedades fundamentales del protoplasma y por ello el metabolismo se realiza en todas las células vivas. No obstante, los procesos metabólicos alcanzan su mayor intensidad en las regiones de la planta que se hallan en crecimiento activo. Puesto que los embriones de las semillas en germinación se hallan en un estado activo de crecimiento, proporcionan un excelente material para el estudio de los procesos de la digestión y de la respiración. Es en parte por este motivo que la consideración de la fase catabólica del metabolismo ha sido pospuesta al estudio de la germinación.

ENZIMAS

Naturaleza general de los enzimas. Debido a que todos los procesos metabólicos implican la actividad de enzimas, es indispensable el conocimiento de sus propiedades generales para la comprensión del metabolismo. Se ha definido a los enzimas como catalizadores producidos por los organismos vivos. Un ***catalizador*** es una substancia capaz de acelerar la velocidad de una reacción química mediante su presencia. Los catalizadores se encuentran generalmente inalterados después de que la reacción se ha realizado, y por ello son capaces de llevar a cabo cambios químicos casi ilimitados sin que ellos sufran desgaste, aun cuando su acción resulta generalmente inhibida por la acumulación de los productos finales de la reacción. Como ejemplo de la acción de un catalizador inorgánico sencillo puede mencionarse la obtención del oxígeno a partir del clorato potásico. Al calentar el clorato potásico, se desprende oxígeno muy lentamente; pero si se mezcla con el clorato una pequeña cantidad de bióxido de manganeso, el gas se desprende con gran rapidez. El bióxido de manganeso, que acelera notablemente la reacción, puede recuperarse inalterado cuando ha terminado la reacción. En otras palabras, el bióxido de manganeso actúa de catalizador.

Análogamente, los enzimas aceleran las reacciones químicas sin que aparezcan combinados químicamente con ninguno de los productos finales, una vez ultimada la reacción. No obstante, los enzimas difieren en muchos puntos de los catalizadores inorgánicos. En primer lugar, son muy sensibles a la temperatura. Las temperaturas bajas inhiben su acción pero no los destruyen. Una temperatura de 100°C es lo suficientemente elevada para destruir completamente a la mayoría de los enzimas, y muchos de ellos quedan ya inactivados a una temperatura tan baja como son los 70°C. Además, los enzimas son substancias coloidales que ordinariamente no atraviesan las membranas de pergamino. Se obtienen a veces por precipitación a partir de los extractos acuosos de los tejidos vegetales o animales en que se encuentran. Por ser coloides arrastran en su precipitación, por absorción (es decir, mediante una estrecha unión física), a algunos de los componentes de las soluciones a partir de las cuales se obtienen.

Escaneado con CamScanner

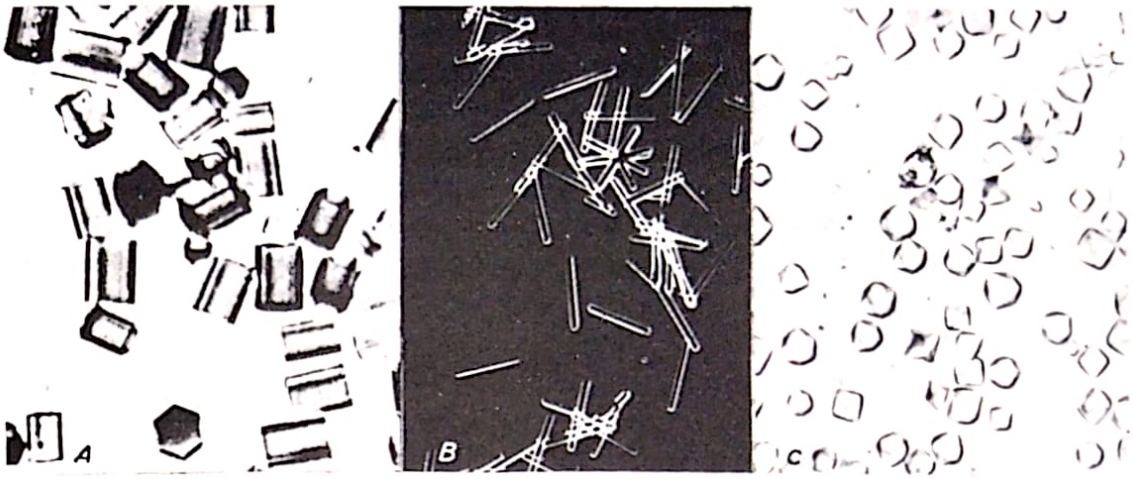


FIG. 12-1. Enzimas cristalizados: *A, catalasa* (de los eritrocitos del buey); *B, tripsina; C, ureasa*, el primer enzima que se obtuvo cristalizado. *(Microfotografías cortesía del Dr. James B. Sumner, Laboratory of Enzyme Chemistry, Cornell University, Ithaca, N. Y. El Dr. Sumner fue el primero en obtener enzimas en forma pura cristalizada.)*

Recientemente se han obtenido muchos enzimas en forma pura, cristalizada (fig. 12-1). Entre éstas figuran la *ureasa, pepsina, tripsina, papaína, tirosinasa, catalasa, peroxidasa* y *oxidasa ascórbica*. Todos los enzimas aislados hasta la fecha se ha comprobado que son proteínas. Muchas de las propiedades de los enzimas son debidas a su naturaleza proteica.

Especificidad de los enzimas. Uno de los caracteres más interesantes de los enzimas es la especificidad de su acción. La *ureasa*, por ejemplo, actúa exclusivamente sobre la urea. La *catalasa*, ampliamente difundida en vegetales y animales, acelera la descomposición del peróxido de hidrógeno en oxígeno libre y agua pero no ejerce ninguna acción sobre otros compuestos. De manera semejante, muchos enzimas aceleran únicamente una reacción química particular y no ejercen ningún efecto sobre otras reacciones. Por otra parte, muchos enzimas pueden acelerar una reacción determinada en ambos sentidos. Así, por ejemplo, la *lipasa*, en ciertas condiciones, determina la hidrólisis de las grasas en ácidos grasos y glicerina, pero bajo otras condiciones puede llevar a cabo la síntesis de las grasas a partir de la glicerina y de los ácidos grasos.

Denominación de los enzimas. Los enzimas reciben el nombre según el tipo de substancia sobre la que actúan o bien según el tipo de reacción que aceleran. Así, los enzimas que catalizan la desintegración de los hidratos de carbono se denominan *carbohidrasas*. De modo análogo, la terminación *-asa* se coloca en vez de la terminación ordinaria de cualquier otra substancia sobre la que actúa un determinado enzima, y este nombre es el que se da a dicho enzima. Los enzimas *sacarasa, celulasa* y *amilasa* se denominaron de este modo. Los enzimas que producen hidrólisis se denominan *hidrolasas;* los que producen oxidaciones, *oxidasas*, o *deshidrogenasas*, si su acción es la de quitar hidrógeno:

Escaneado con CamScanner

y así por el estilo. Algunos enzimas eran ya conocidos antes de que se adoptase este sistema de nomenclatura. Los nombres de tales enzimas no se modificaron al adoptar el sistema. A esta categoría pertenecen la *pepsina*, *renina*, *tripsina* y *bromelina*.

Factores que modifican la actividad de los enzimas. Entre los factores que influyen sobre la intensidad de la actividad enzimática deben mencionarse la temperatura, la concentración del substrato, la concentración del propio enzima, la acumulación de los productos finales de las reacciones, la acidez o alcalinidad del medio, la luz y la presencia de determinadas substancias que pueden actuar como aceleradoras o inhibidoras de la acción enzimática. Las sales de los metales pesados, como el nitrato de plata, cloruro de mercurio y cloruro de cobre, retrasan la acción de muchos enzimas. La mayoría de los enzimas son sensibles a la reacción del medio en que se hallan, necesitando algunos de ellos para su actuación óptima un ligero grado de acidez y otros una débil alcalinidad. La luz, especialmente la radiación ultravioleta, puede destruir algunos enzimas o modificar su actividad.

Grupos prostéticos; coenzimas. Las actividades catalíticas de muchos enzimas dependen no sólo de la estructura química fundamental del enzima, sino también de la presencia de ciertas substancias combinadas específicamente con esta estructura fundamental. Estos ***grupos prostéticos*** pueden ser substancias inorgánicas sencillas como el cobre o el cinc. Así, el cobre actúa como grupo prostético en la *oxidasa ascórbica*, enzima que cataliza la oxidación del ácido ascórbico (vitamina C). El magnesio constituye el grupo prostético necesario para la acción de las *fosfatasas* y *fosforilasas* en la liberación o transporte de grupos fosfato. Otros grupos prostéticos son, en cambio, substancias orgánicas complejas, a las que se da generalmente el nombre de **coenzimas.** Entre ellas se encuentran cierto número de vitaminas del complejo B. Así, la *cocarboxilasa*, que es el éster pirofosfórico de la tiamina (vitamina B_1), es el coenzima de la *carboxilasa*, enzima capaz de separar CO_2 del grupo carboxílico (grupo COOH) de los ácidos orgánicos α-cetónicos como el ácido pirúvico (CH_3—CO—COOH).

En general, los grupos prostéticos se han encontrado asociados principalmente con enzimas oxidantes y no con enzimas hidrolizantes como la mayoría de los que intervienen en la digestión. En los enzimas que necesitan coenzimas para su actuación, la parte del enzima sin el coenzima —que en la mayoría de los casos es la parte proteínica del enzima —, se denomina a veces ***apoenzima;*** el enzima intacto, formado por el apoenzima y el coenzima, se denomina ***holoenzima.*** Los apoenzimas son completamente inactivos en ausencia de los coenzimas adecuados.

Algunos de los coenzimas más importantes que intervienen en el metabolismo se mencionarán en los párrafos siguientes y al tratar de la respiración. Entre ellos los fosfatos de adenosina ocupan un lugar muy importante. Hay tres

Escaneado con CamScanner

de ellos, a saber, ***adenosin-monofosfórico (AMP)***, que contiene un solo grupo fosfórico; ***adenosin-difosfórico (ADP)*** con dos grupos fosfóricos, y ***adenosin-trifosfórico (ATP)***, con tres radicales fosfóricos. Estos coenzimas actúan, en primer lugar, como agentes portadores de radicales fosfóricos entre los productos metabólicos. Así, el ATP, actuando como coenzima de la *hexocinasa*, puede transferir parte de sus grupos fosfóricos al azúcar glucosa, dando glucosa-6-fosfato y convirtiéndose en ADP. El ADP, por su parte, puede recibir grupos fosfóricos de algún compuesto que lo contenga, transformándose de este modo en ATP. El ADP y el ATP son los coenzimas de cierto número de holoenzimas. Los grupos fosfóricos terminales del ADP y del ATP contienen enlaces muy ricos en energía. El ATP tiene dos de estos enlaces ricos en energía y el ADP uno. En las reacciones en que intervienen estos coenzimas, el ADP y el ATP sirven de agentes de transporte de energía en la célula. De esta manera las reacciones liberadoras de energía del metabolismo van aparejadas con la producción de ATP a partir del ADP y radical fosfórico.

De esta manera el ADP y el ATP sirven para transportar energía entre las reacciones metabólicas consumidoras y liberadoras de energía. Un ejemplo de ello se observa en la transformación de la energía luminosa en energía química del ATP mediante el proceso de fosforilización fotosintética. Otros ejemplos se verán al considerar las reacciones que se verifican en la respiración, la cual proporciona la energía necesaria para la realización de muchos otros procesos metabólicos tales como la síntesis de las proteínas a partir de los aminoácidos y la síntesis de los ácidos grasos complejos a partir de ácidos grasos sencillos.

No menos importantes en el metabolismo son dos nucleótidos fosfopiridínicos, el ***difosfonucleótido (DPN)*** y el ***trifosfonucleótido (TPN)***. Estos dos coenzimas son derivados orgánicos complejos de la vitamina ácido nicotínico e intervienen en varias reacciones deshidrogenadoras llevadas a cabo por las *deshidrogenasas*. En condiciones adecuadas son fácilmente oxidados y reducidos. Puesto que la oxidación implica una pérdida de electrones o una pérdida de átomos de hidrógeno y la reducción consiste en una ganancia de electrones o de átomos de hidrógeno, estos coenzimas actúan de agentes transportadores de electrones o de hidrógeno. Así, son alternativamente oxidados y reducidos al reaccionar con los productos específicos del metabolismo, como son ciertos hidratos de carbono, aminoácidos y otros ácidos orgánicos, siendo estos productos, a su vez, reducidos u oxidados al reaccionar con los coenzimas.

Los coenzimas flavínicos como el ***dinucleótido adenino-flavínico (FAD)***, son derivados de una vitamina, la riboflavina (vitamina B_2). Son también coenzimas del tipo nucleótido piridínico y actúan como portadores de electrones e hidrógeno.

Los ***citocromos*** son pigmentos respiratorios proteínico-metálicos en los cuales el grupo activo es una hematina que contiene hierro. Se designan generalmente como citocromos a, b y c, y están químicamente emparentados con la

Escaneado con CamScanner

clorofila y el hemo de la hemoglobina sanguínea. Forman parte del sistema enzimático, *citocromo-oxidasa*, y actúan como portadores de hidrógenos en las reacciones biológicas de oxidación-reducción. Son especialmente importantes en las fases finales de la respiración aeróbica, en las cuales ceden hidrógeno al oxígeno para formar agua.

Otro coenzima importante es el denominado ***coenzima A***, derivado del ácido pantoténico, del complejo vitamínico B, que reacciona con el grupo acetilo (CH_3CO—, parte de la molécula del ácido acético CH_3COOH) para formar el acetil-coenzima A. Una de las funciones de este coenzima es la de aceptar y ceder el grupo acetilo; es decir, transfiere grupos acetílicos de un compuesto (p. ej., de un ácido graso) a otro compuesto (p. ej., otro ácido graso). Así, interviene en la síntesis y descomposición de los ácidos grasos y de las grasas. Es también importante para la respiración y para otros procesos metabólicos.

La mayor parte de nuestro conocimiento de los enzimas y coenzimas se ha obtenido mediante investigaciones realizadas *in vitro*. Si consideramos el complejo ambiente químico de los enzimas cuando se hallan dentro de las células del vegetal y los centenares de reacciones enzimáticas encadenadas que se están realizando simultáneamente dentro de la célula, no es de extrañar que nuestro conocimiento acerca del exacto mecanismo de cualquier proceso metabólico, tal y como se realiza en la planta, diste mucho de ser completo y de que muchas de las conclusiones que ahora consideramos correctas sean modificadas probablemente en el futuro.

DIGESTIÓN

Introducción. En el capítulo 5 se intentó mostrar cómo las plantas sintetizan los alimentos necesarios para su subsistencia. Estos alimentos se elaboran siempre dentro de las celulas vivientes, pero no todas las células vivas son capaces de sintetizar todos los alimentos que precisan para conservar su vida. Los hidratos de carbono, por ejemplo, pueden sintetizarse a partir del anhídrido carbónico y del agua, exclusivamente en las células que contienen cloroplastos. Para que las células que no los poseen, como son, por ejemplo, las de la raíz, puedan disponer de hidratos de carbono, es necesario que dichas substancias sean transportadas a las mismas desde las células que contienen clorofila. Pero para que pueda realizarse este transporte, es necesario que estos alimentos atraviesen las membranas protoplasmáticas vivas. Como se ha indicado ya, en muchas de las dicotiledóneas, los hidratos de carbono son almacenados temporalmente en las células del mesofilo de la hoja en forma de almidón. Siendo esta substancia insoluble en el agua, es incapaz de atravesar la membrana protoplasmática. Por ello debe convertirse primero en un compuesto soluble antes de que pueda emigrar de las células del mesofilo.

Escaneado con CamScanner

De modo análogo, cuando el almidón se halla almacenado en las raíces, en los tallos o en otro órgano cualquiera de la planta, debe transformarse primeramente antes de que pueda ser utilizado por ésta. Lo propio cabe afirmar para las grasas y las proteínas. No sólo estos alimentos deben hacerse transportables, sino que además deben adoptar formas tales que puedan ser oxidados para la obtención de la energía en ellos almacenada (respiración) o utilizados en la síntesis de otras substancias orgánicas y del protoplasma. *Los procesos necesarios para hacer solubles y difusibles los alimentos, de manera que puedan ser transportados o utilizados en el metabolismo general del vegetal, se denominan colectivamente* ***digestión.***

Localización de la digestión en los vegetales. En los animales superiores, incluído el hombre, la digestión primaria del alimento se realiza en una serie de órganos que constituyen el denominado aparato digestivo, a partir del cual los productos digeridos pasan a un sistema circulatorio muy desarrollado que se extiende por todas las partes del cuerpo. Nada comparable a ello existe en los vegetales que carecen de órganos específicos para la digestión. El proceso se realiza principalmente en las partes de la planta donde se almacenan los alimentos, aunque puede realizarse en cualquier célula viva. La digestión de los alimentos almacenados se realiza muy rápidamente en las semillas en germinación y en los tubérculos y raíces cuando reanudan su crecimiento en primavera.

En estos momentos son necesarias grandes cantidades de alimento para la construcción de nuevas células y para la producción de la energía requerida por el metabolismo rápido que tiene lugar en las regiones de crecimiento activo.

La digestión en los vegetales se clasifica en ocasiones en ***intracelular*** y ***extracelular.*** La digestión ***intracelular*** se realiza en el interior de la célula. Se lleva a cabo principalmente en células que contienen reservas alimenticias, como son las que forman parte de las raíces de almacenamiento y tubérculos y en las semillas. La digestión intracelular se realiza también en las células del mesofilo de la hoja. Cuando los alimentos son digeridos fuera de la célula y los productos digeridos son absorbidos por ésta, se dice que la digestión es extracelular. Este tipo de digestión es el de las plantas insectívoras, como las sarracenias y el roselí. Los insectos atrapados por estas plantas son digeridos generalmente en la superficie externa de la hoja y los productos digeridos se absorben a continuación. La digestión extracelular es la forma comúnmente empleada por los hongos.

Carácter general de la digestión. Químicamente, toda digestión es una ***hidrólisis*** [1], es decir, implica un cambio o desintegración de los compuestos en sus componentes más sencillos mediante la adición química de agua. Un

[1] No debe confundirse con *hidratación*, que implica unión con el agua, sin descomposición química.

Escaneado con CamScanner

ejemplo de este proceso lo constituye la digestión del azúcar de caña (sacarosa), que puede representarse de la siguiente manera:

$$\underset{\text{sacarosa}}{C_{12}H_{22}O_{11}} + \underset{\text{agua}}{H_2O} \longrightarrow \underset{\text{glucosa}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{fructosa}}{C_6H_{12}O_6}$$

La hidrólisis no produce una descomposición completa de los alimentos con liberación de toda la energía en ellos contenida, sino que simplemente los transforma en substancias más solubles y utilizables. Los productos finales de la misma retienen todavía casi tanta energía como la primitiva substancia hidrolizada. Así, el calor de combustión de una molécula-gramo de sacarosa [1] es de 1 349 600 cal., mientras que la combustión de la glucosa y de la fructosa procedentes de la hidrólisis de la sacarosa es de 1 348 600 cal.

La hidrólisis de este tipo requiere agua en abundancia, pero si los alimentos, en estado de pureza, fuesen simplemente diluidos en agua, el proceso se realizaría con gran lentitud. La velocidad de la hidrólisis se incrementa extraordinariamente tanto en los vegetales como en los animales mediante la acción de los enzimas.

Digestión de los hidratos de carbono. Los hidratos de carbono más abundantes en los vegetales son la glucosa, fructosa, sacarosa, almidón, celulosa y hemicelulosas. De todos ellos, la glucosa y la fructosa son los más sencillos, perteneciendo al grupo de los monosacáridos. Estos dos azúcares son solubles, difusibles y directamente utilizables en el metabolismo de la planta, por lo que no requieren ninguna nueva digestión. De hecho, son los productos finales más comunes de la digestión de otros hidratos de carbono. La sacarosa, el almidón, la celulosa y las hemicelulosas tienen que ser previamente digeridos antes de que puedan ser utilizados.

Digestión de la sacarosa. Según se indicó en un capítulo anterior, la sacarosa, $C_{12}H_{22}O_{11}$, o azúcar de caña, es el disacárido más ampliamente difundido en las plantas. Es el hidrato de carbono de reserva por excelencia de muchas monocotiledóneas, como el azúcar de caña, y asimismo se encuentra en los tallos, raíces, hojas y frutos de muchas dicotiledóneas. Por ser fácilmente soluble en agua, es también ordinariamente difusible, pero algunas membranas celulares vegetales son impermeables al mismo. La sacarosa, como tal, no es fermentable. La ventaja que para la planta puede representar su digestión, puede radicar en la probabilidad de que no siempre puede usarla directamente en la respiración, en la asimilación o en la síntesis de otras substancias orgánicas. La digestión de la sacarosa da como resultado glucosa y fructosa según la siguiente ecuación:

$$\underset{\text{sacarosa}}{C_{12}H_{22}O_{11}} + \underset{\text{agua}}{H_2O} \longrightarrow \underset{\text{glucosa}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{fructosa}}{C_6H_{12}O_6}$$

[1] Un peso molécula-gramo es igual al peso molecular en gramos, y recibe el nombre de *mole* o *mol.*

Esta reacción es acelerada por el enzima *sacarasa* (también denominado *invertasa*, y *β-d-fructosidasa*). Este enzima ha sido encontrado en las hojas verdes, frutos, granos, tallos, tubérculo de la patata, algunas raíces, polen y en vegetales tan inferiores como son los hongos y las bacterias. Es especialmente abundante en las levaduras. Las sales de los metales pesados (plata, cobre, mercurio) inhiben su acción. El máximo de actividad se logra con concentraciones bajas de sacarosa (del 5 al 10 por ciento). La *sacarasa* hidroliza también a los azúcares rafinosa, gencianosa y estaquiosa y, en cierta medida, a la inulina.

Digestión del almidón. El almidón es la forma de almacenamiento más común de los hidratos de carbono entre los vegetales. Siendo insoluble en agua, debe siempre modificarse antes de que pueda ser empleado o transportado. Se encuentra siempre en la planta en forma de granos, cuya forma varía según las diferentes especies (fig. 12-2). Los granos de almidón contienen generalmente, además de almidón, menos del 1 por ciento de otras substancias absorbidas, incluidas grasas, proteínas, taninos, fosfatos y otras substancias minerales y hemicelulosas. El almidón se encuentra en los granos en estado coloidal, probablemente como agregados coloidales de moléculas de almidón ligadas de algún modo con los fosfatos. Químicamente, el almidón está formado completamente por unidades de glucosa. La mayoría de almidones naturales están constituidos por lo menos por dos substancias químicas diferentes, la ***amilosa,*** formada por una cadena no ramificada y espiralada de unidades de glucosa, y la ***amilopectina,*** que consiste en una cadena ramificada de unidades de glucosa. Las proporciones de ambos componentes difieren aparentemente mucho en el almidón procedente de diferentes plantas. Algunos almidones contienen del 10 al 20 por ciento o más de amilosa y del 80 al 90 por ciento o menos de amilopectina.

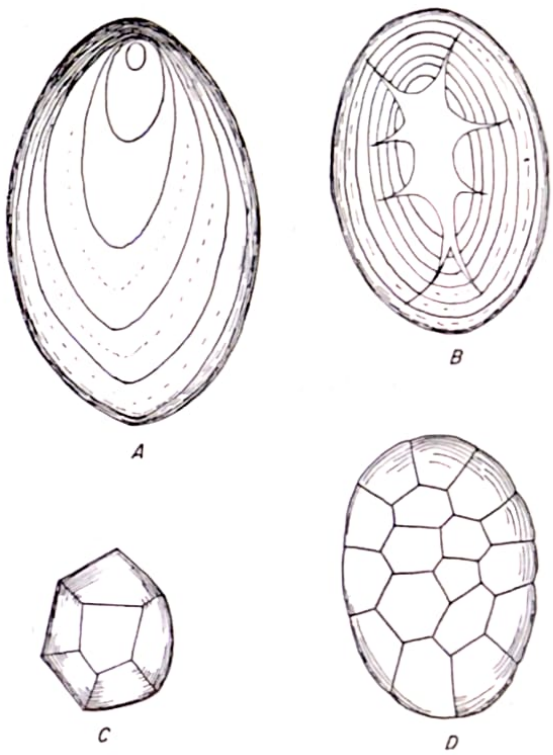


FIG. 12-2. Granos de almidón. *A*, patata; *B*, judía; *C*, maíz; *D*, avena *(Dibujos cortesía de F. D. Kern de The Essentials of Plant Biology, Harper & Brothers, Nueva York, 1947.)*

El complejo enzimático que interviene en la digestión del almidón se denomina comúnmente *diastasa*. La *diastasa* se halla ampliamente difundida en los vegetales. Se encuentra efectivamente en la mayoría de semillas y hojas y en

Escaneado con CamScanner

los jugos de raíces y tubérculos, en los frutos, en la madera y corteza de los árboles, en el polen en germinación, en el látex de los árboles del caucho y de las amapolas, y en algunos hongos. Las semillas de las legumbres y cereales son especialmente ricas en *diastasa*. La cantidad de diastasa aumenta mucho durante la germinación de las semillas amiláceas, en las que la digestión del almidón se realiza rápidamente. Una joven plántula puede poseer un contenido en *diastasa* mil veces mayor que el de la semilla de la que procede. El máximo contenido en *diastasa* se alcanza generalmente en el momento de la formación de las primeras hojas de la plántula. En la cebada tiene lugar alrededor de 11 a 12 días después de los comienzos de la germinación.

La *diastasa de la malta (maltasa)* es uno de los enzimas que más comúnmente se emplean en los experimentos sobre la digestión del almidón. Se obtiene a partir de los granos de cebada en germinación por diversos procedimientos, generalmente extrayéndola con agua y precipitándola varias veces con alcohol. La *takadiastasa*, forma comúnmente empleada en medicina, se prepara cultivando el hongo *Aspergillus oryzae* en salvado o arroz expuestos al vapor durante 40 a 48 horas y después extrayendo el enzima con agua y precipitándolo con alcohol.

La *diastasa* no es un enzima sencillo, sino que está constituido por varios enzimas diferentes con distintas propiedades. No ha sido determinado todavía cuántos de estos enzimas diferentes pueden encontrarse presentes en una preparación de diastasa, pero los más importantes son las *amilasas* (así denominadas del latín *amylum*, que significa almidón), incluyendo la dextrinogénica (formadora de dextrina) *α-amilasa* y la sacarogénica (formadora de azúcar) *β-amilasa*. Pueden intervenir también *fosfatasas* como la *amilofosfatasa*, licuadora del almidón, capaz de destruir la estructura coloidal del almidón, y *fosforilasas*, las cuales se ha comprobado que intervienen en la síntesis del almidón a partir de los azúcares. La *maltasa*, enzima que hidroliza a la maltosa convirtiéndola en glucosa, se encuentra asimismo en tejidos que contienen *diastasa*.

En general, el almidón acaba siendo desintegrado en la digestión hasta convertirse en glucosa, posiblemente con la producción como substancias intermedias de almidón soluble, varias dextrinas y maltosa. Intervienen en el proceso cierto número de los diferentes enzimas del complejo *diastasa*. El almidón puede convertirse primeramente en almidón soluble mediante la acción de la *amilofosfatasa*, aunque la presencia de este enzima no ha logrado establecerse por completo.

La acción de la *β-amilasa* consiste en la progresiva separación de unidades de maltosa de los extremos de las cadenas de moléculas de glucosa. El componente no ramificado del almidón, la amilosa, es completamente hidrolizado por la *β-amilasa*, pasando a maltosa. El componente ramificado, la amilopectina, pasa también a maltosa pero sólo en la proporción de alrededor del 50 por ciento, estando constituido el resto por una dextrina de cadena relativamente

Escaneado con CamScanner

larga, denominada dextrina A o α-amilodextrina. La hidrólisis incompleta de la amilopectina por parte de la *β-amilasa* se atribuye a la presencia de uniones cruzadas en la amilopectina. Estas uniones cruzadas, o puntos de ramificación de las cadenas de moléculas de glucosa, en la amilopectina se cree que interfieren la acción ulterior de la enzima. Cuando la *β-amilasa* actúa directamente sobre el almidón, que contiene tanto amilosa como amilopectina, aproximadamente un 60 por ciento del almidón queda convertido en maltosa, siendo el residuo restante *α-amilodextrina*, la cual da todavía color violeta-azulado con el yodo.

La acción de la *α-amilasa* es algo más compleja que la de la *β-amilasa*. En las primeras fases de su reacción produce únicamente dextrinas de cadena corta pero no maltosa. Las dextrinas de cadena corta se denominan dextrinas reductoras porque reducen la solución de Fehling. No dan reacción con el yodo. En estados ulteriores de la reacción de la *α-amilasa*, las propias dextrinas pueden ser hidrolizadas con producción de maltosa y quizás algo de glucosa. Como resultado de la acción de las *amilasas*, la maltosa tiende a acumularse, pero si está presente la *maltasa*, convierte la maltosa en glucosa, ya que dicha substancia está formada por dos moléculas de glucosa. En la planta, la glucosa procedente de la digestión del almidón puede convertirse inmediatamente en fructosa o sacarosa. La maltosa y las dextrinas se encuentran raras veces y en pequeñas cantidades en los vegetales.

La digestión del almidón puede estudiarse fácilmente empleando una pasta de almidón formada mezclando un gramo de almidón con un poco de agua y agitándola en 200 cc de agua hirviendo, dejándola enfriar luego. Cuando se emplean granos de almidón, la acción de las amilasas es muy lenta, produciendo con frecuencia la corrosión localizada de los granos y quedando una cáscara vacía después de terminada la digestión, constituida por una capa externa de los granos, que puede estar integrada por una forma de almidón menos hidratada. Cuando se prepara una pasta de almidón, la acción es más rápida. Si la digestión se estudia por medio de las pruebas del yodo, el color cambia de azul a violeta, rojo, rojo pardo, y, por último, se hace incolora. Estos cambios están asociados a la producción de fragmentos determinados de la molécula de almidón, como las dextrinas y la maltosa. Los fragmentos constituidos por 6 unidades o menos de glucosa no dan reacción coloreada con el yodo; los que contienen de 8 a 12 unidades dan una coloración rojiza, y los que contienen 12 unidades o más dan una reacción violeta a azul. Las diferentes clases de dextrinas son simplemente fragmentos de la molécula del almidón, formados por 3, 4, 8, 12 y, posiblemente, de 16 a 17 unidades de glucosa. Al final de la reacción, la presencia de substancias reductoras, principalmente maltosa, puede detectarse mediante la solución de Fehling.

Digestión de la celulosa y de las hemicelulosas. Las celulosas y hemicelulosas se encuentran ambas formando parte de las membranas de las células

Escaneado con CamScanner

vegetales. La celulosa es principalmente un material estructural, mientras que las hemicelulosas pueden a veces desempeñar el papel de alimentos de reserva.

Los enzimas que intervienen en la digestión de la celulosa han sido aislados principalmente de bacterias y hongos que producen la putrefacción. Son estos organismos los que desintegran a las celulosas relativamente insolubles en los restos vegetales del suelo y en la madera en descomposición.

La celulosa es hidrolizada por el enzima *celulasa*, pasando al disacárido celobiosa. El enzima *celobiasa* convierte luego a la celobiosa en dos moléculas de glucosa. El proceso puede representarse de la manera siguiente:

$$(1)\quad \underset{\text{celulosa}}{(C_6H_{10}O_5)_n} + n H_2O \xrightarrow[\text{la celulasa}]{\text{acción de}} \underset{\text{celobiosa}}{n(C_{12}H_{22}O_{11})}$$

$$(2)\quad \underset{\text{celobiosa}}{C_{12}H_{22}O_{11}} + H_2O \xrightarrow[\text{la celobiasa}]{\text{acción de}} \underset{\text{glucosa}}{2C_6H_{12}O_6}$$

El mecanismo exacto de la digestión de la celulosa no ha sido determinado completamente como la digestión de otros hidratos de carbono. Es probable que sea mucho más complicado que el indicado por las dos ecuaciones anteriores y que intervengan otros enzimas.

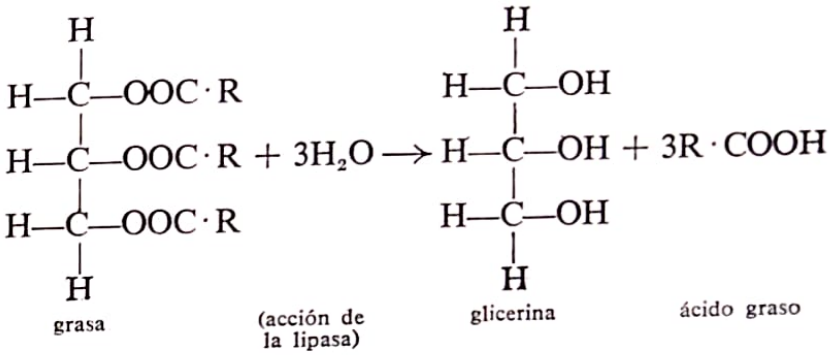
La digestión de las hemicelulosas se lleva a cabo por los enzimas denominados *citasas* y produce como productos finales glucosa, manosa, galactosa y pentosas.

Digestión de las grasas y aceites. La digestión de las grasas y aceites puede observarse bien en la germinación de las semillas que contienen grasa en cantidades relativamente considerables. Se ha indicado ya en un capítulo de que una grasa pueda ser utilizada por una planta o transportada a otro lugar, anterior que las grasas son ésteres de la glicerina y de los ácidos grasos. Antes debe hacerse primero soluble y difusible. Ello se realiza en virtud de la acción de una clase de enzimas denominados *esterasas* porque aceleran la hidrólisis de los ésteres. De las diferentes clases de esterasas que se encuentran en los vegetales, únicamente consideraremos aquí a la *lipasa*.

La *lipasa* vegetal ha sido aislada principalmente a partir de semillas en germinación, tales como las del ricino y las semillas de otros miembros de la familia de las Euforbiáceas, soja, semillas de cucurbitáceas, lino, cáñamo, colza, amapola y maíz. Como se recordará, la *lipasa* es el mismo enzima que determina la síntesis de las grasas a partir de la glicerina y de los ácidos grasos. El que produzca la síntesis o la hidrólisis obedece, por lo menos en parte, al contenido relativo en agua del tejido en que se realiza. Cuando se disminuye el contenido en agua, como ocurre durante la formación de las semillas en la planta, tiene lugar la síntesis de las grasas. Cuando aumenta el contenido en agua, como ocurre cuando las semillas se rodean de las condiciones necesarias para la germinación, la *lipasa* hidroliza las grasas que se hallan presentes. Por este motivo

Escaneado con CamScanner

el contenido ácido de las semillas aumenta durante la germinación. La hidrólisis se realiza al comienzo con mucha lentitud, pero al incrementarse el porcentaje de ácido formado, aumenta la velocidad. En otras palabras, un poco de ácido acelera la acción de la lipasa. La digestión de la grasa puede representarse de la manera siguiente:



Si el ácido graso que interviene en la anterior ecuación fuese el palmítico, el radical R sería $C_{15}H_{31}$ en cada caso. Puesto que las grasas están generalmente constituidas por vàrios ácidos grasos diferentes, los productos terminales de la hidrólisis de las mismas están constituidos por mezclas de tales ácidos.

Muchos de los ácidos grasos que aparecen como productos terminales de la hidrólisis de las grasas por la *lipasa*, son tan incapaces de pasar a través de las membranas de las células dentro de las que se han originado, como las propias grasas. Por consiguiente, es probable que los ácidos grasos sean todavía descompuestos a hidratos de carbono antes de que puedan ser utilizados. Todos los indicios de que se dispone parecen confirmar esta suposición, pero es relativamente poco lo que se conoce acerca del mecanismo de este proceso. La glicerina es difusible y por consiguiente puede, probablemente, ser movilizada en forma de tal, pero es también probable que sufra nuevos cambios antes de ser asimilada.

Digestión de las proteínas. Aunque las proteínas forman parte de todas las células vivas, raras veces se encuentran en grandes cantidades, incluso en las regiones destinadas al almacenamiento en los vegetales, y, por consiguiente, el estudio de su digestión dentro de la planta tropieza con grandes dificultades. Se recordará que fundamentalmente las proteínas están constituidas por cadenas de aminoácidos. En múltiples proteínas otras substancias se encuentran combinadas químicamente con los aminoácidos, formando cadenas laterales que pueden ejercer un considerable efecto sobre la especificidad de los enzimas proteolíticos.

Cuando las proteínas naturales son desintegradas por la acción enzimática, pueden dar, al principio, ***proteosas*** y ***peptonas.*** Tanto las proteosas como las peptonas son solubles en el agua e incoagulables por el calor, pero las proteosas pueden precipitarse saturando sus soluciones con sulfato amónico, mien-

tras que las peptonas no. Tanto las proteosas como las peptonas están constituidas todavía por cadenas de aminoácidos pero son más cortas que las de la proteína originaria. Ambas son, todavía, compuestos bastante complejos. Los compuestos formados por dos o más aminoácidos, con el grupo carboxílico del uno unido al grupo amino del otro (enlace peptídico), se denominan ***péptidos.*** Los formados por dos aminoácidos unidos de esta manera son los ***dipéptidos,*** y los constituidos por mayor número de ácidos, ***polipéptidos.*** Los péptidos son menos complejos que las proteosas, peptonas y proteínas originarias.

Los enzimas hidrolíticos que digieren las proteínas y sus derivados han sido clasificados de diferente manera. En general, los enzimas que atacan a las proteínas nativas originales se denominan *proteinasas*. Ejemplos de los mismos son la *papaína*, la *pepsina* y la *tripsina*. Los que hidrolizan a los péptidos se denominan *peptidasas*. Si hidrolizan a los dipéptidos, reciben el nombre de *dipeptidasas*, y si hidrolizan a los polipéptidos, *polipeptidasas*. Las *carboxipeptidasas* actúan únicamente sobre los polipéptidos que contienen un grupo carboxílico libre, mientras que las *aminopeptidasas* actúan sobre los polipéptidos que contienen un grupo de amino libre. Los enzimas proteolíticos se separan a veces en dos grupos amplios, las *exopeptidasas* y las *endopeptidasas*. Las *exopeptidasas* requieren un grupo *α-amino* o *α-carboxílico* libre, adyacente al enlace peptídico sensible en la parte principal de la molécula del substrato y, por consiguiente, su acción queda restringida a los enlaces peptídicos terminales. Las *endopeptidasas* no requieren la presencia de grupos aminos o carboxílicos terminales libres, por lo que son capaces de escindir los enlaces peptídicos centrales de las proteínas y de los péptidos convenientemente substituidos. La mayoría de las *proteinasas* son *endopeptidasas*, mientras que muchas de las *peptidasas* son *exopeptidasas*.

Las *amidasas* son un grupo de enzimas que generalmente separan el amoníaco de los compuestos con grupos *amido* y *amino*. En algunos casos aparece urea como producto final de su acción. Las *amidasas* se encuentran en muchos vegetales, incluidos los hongos, así como en las plantas superiores. Entre ellas se encuentra la *arginasa*, que escinde el aminoácido arginina en ornitina y urea; la *asparraginasa*, que forma ácido aspártico y amoníaco a partir de la asparragina; la *aspartasa*, que convierte al ácido aspártico en amoníaco y ácido fumárico, y la *ureasa*, que hidroliza la urea en amoníaco y anhídrido carbónico. La *ureasa* fue el primer enzima que logró obtenerse en forma pura cristalizada.

El término general de *proteasa* se aplica comúnmente a todos los enzimas que catalizan la hidrólisis de las proteínas y de los productos de hidrólisis de los mismos, tales como proteosas, peptonas y polipéptidos. En los vegetales se han encontrado muchas *proteasas*. Algunas de las mejor conocidas son la *pepsina*, cuya presencia ha sido indicada en las plantas insectívoras, la papaína, obtenida a partir del látex de *Carica papaya* (fig. 12-3); la *ficina*, del jugo lechoso

Escaneado con CamScanner

FIG. 12-3. Papaya *(Carica papaya)* de cuyo látex se obtiene la *papaína*. Los frutos se comen también como ensalada o como fruta parecida al melón en el desayuno. *(Fotografía cortesía de F. D. Kern y del Departamento de Agricultura y Comercio, Puerto Rico.)*

de varias especies de higueras; la *bromelina* de las piñas americanas maduras, y la *solanina* de la aguja de caballo *(Solanum eleagnifolium)*.

En la planta, los productos finales de la digestión de las proteínas son los aminoácidos, con producción intermediaria de proteosas, peptosas y péptidos. Los aminoácidos son transportados a las partes en crecimiento de la planta y utilizados allí para la síntesis de las proteínas y probablemente también de otros compuestos.

Destino de los productos de la digestión. Según se ha visto en apartados precedentes, la digestión se realiza particularmente en aquellas regiones de la planta donde se almacenan los alimentos. Tan pronto como estos alimentos han sido digeridos, se encuentran ya en una forma que les permite ser transportados a otras partes del vegetal, especialmente a aquellas regiones donde se está realizando el crecimiento. Allí son usados en su mayor parte en la síntesis de nuevo protoplasma, nuevas células y nuevos tejidos; pero una gran parte del alimento ingerido se utiliza también en dichas regiones como fuente

de la energía necesaria para el crecimiento y para el funcionamiento fisiológico normal del vegetal. En este caso los alimentos son oxidados o respirados. Otros alimentos son digeridos en una parte del vegetal, transportados a otras, y convertidos nuevamente en sus compuestos originarios en nuevas regiones de almacenamiento. Así, el almidón acumulado en las hojas de muchas dicotiledóneas durante el día es digerido por la noche y transportado a diversas regiones de almacenamiento tales como raíces, tallos y tubérculos, donde es convertido nuevamente en almidón.

Además, todos los diversos compuestos químicos que son sintetizados en la planta lo son a partir de alimentos digeridos.

Podemos resumir de la siguiente manera los empleos por parte de la planta de los alimentos digeridos:

1) Pueden ser transportados a otras partes de la planta (translocación).
2) Pueden ser oxidados para utilizar la energía en ellos almacenada (respiración).
3) Pueden convertirse nuevamente en los compuestos originarios en nuevas regiones de almacenamiento (alimentos de reserva).
4) Pueden ser utilizados en la síntesis de nuevos compuestos orgánicos (síntesis orgánica).
5) Pueden ser empleados para la construcción de nuevo protoplasma (asimilación y crecimiento).

RESPIRACIÓN Y FERMENTACIÓN

Introducción. Mientras un organismo vive, debe disponer de energía para la realización de los procesos vitales ordinarios. En un capítulo anterior se hizo referencia al hecho de que las plantas que contienen clorofila almacenan energía radiante en la elaboración de hidratos de carbono en el transcurso de la fotosíntesis. Esta energía almacenada en los hidratos de carbono y en otros compuestos se actualiza durante el proceso de la ***respiración.***

La respiración es esencialmente un proceso oxidativo. En su forma ordinaria, la oxidación implica una reacción química en la cual el oxígeno se combina con algunos de los elementos constituyentes de la substancia que va a ser oxidada, formándose óxidos y liberándose energía. Tal oxidación se realiza durante la quema o combustión de las substancias orgánicas, produciendo la liberación de gran cantidad de energía en forma de calor. Así, por ejemplo, si quemamos azúcar, el oxígeno del aire se combina con el azúcar para formar anhídrido carbónico y agua, liberándose mucho calor. Lo propio ocurre en la planta, si bien con mucha menor intensidad y a temperaturas ordinarias. Esta oxidación a temperaturas más bajas puede realizarse gracias a la acción de enzi-

Escaneado con CamScanner

mas o, dicho de otro modo, la respiración en el vegetal es de naturaleza enzimática. Además, gran parte de la energía liberada no aparece en forma de calor, sino que se invierte en el trabajo de las células vivas de la planta. *El término de respiración se emplea de manera generalizada incluyendo a toda oxidación o descomposición de materiales acompañada de liberación de energía, es decir, de todos los cambios catabólicos que implican un desprendimiento substancial de energía y a todo cambio gaseoso que la acompaña.* Es oportuno insistir aquí en que el aspecto más importante en lo que a la respiración se refiere, es la liberación de energía que la acompaña, y no la incorporación de oxígeno y la liberación de anhídrido carbónico.

La oxidación puede tener lugar en ausencia de oxígeno libre, mediante una pérdida de hidrógeno o de electrones. Existen dos tipos de respiración, según que intervenga o no el oxígeno libre, y del grado de oxidación alcanzado; la respiración aeróbica, o respiración con oxígeno, y la anaeróbica o fermentación. La ***respiración con oxígeno*** requiere la utilización del oxígeno libre por lo menos en los estadios finales del proceso, alcanzándose con ello una oxidación completa de los materiales respirados hasta el estado de anhídrido carbónico y agua. La ***respiración anaeróbica*** o ***fermentación***, tiene lugar en ausencia de oxígeno libre, con lo que se logra una oxidación incompleta, formándose de este modo productos capaces de sufrir todavía nuevas oxidaciones, tales como alcoholes y ácidos orgánicos.

Localización de la respiración en los vegetales. En los animales superiores y en el hombre, los pulmones, la tráquea y los orificios nasales se consideran los órganos de la respiración, y la inhalación del aire y expulsión de anhídrido carbónico, la respiración. No obstante, en sentido estricto, este intercambio mecánico de gases no constituye la respiración, sino el resuello. En la planta no existen órganos comparables con los pulmones, pero los estomas, las lenticelas y los espacios intercelulares intervienen en el intercambio gaseoso. La verdadera respiración se realiza dentro de toda célula viva, tanto vegetal como animal, y ello en todo momento, tanto de día como de noche. Esto es verdad hasta tal punto que podemos considerar como muerta a una célula que no respire. Dicho de otro modo, no existen en los vegetales órganos de la respiración, pero todas las partes de la planta que están constituidas por células vivas realizan este proceso. Dentro de la célula, los mitocondrios y el núcleo desempeñan papeles importantes en la respiración. Los mitocondrios contienen los enzimas y coenzimas respiratorios.

Intercambio gaseoso. Cociente respiratorio. Podemos representar la respiración completa de la glucosa mediante la siguiente ecuación:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 673\,000 \text{ cal por mol}$$

En esta ecuación se observa cómo se consume oxígeno y se libera anhídrido carbónico, y que el volumen consumido del primer gas es igual al expelido del

Escaneado con CamScanner

segundo. Se acostumbra a considerar a la relación CO_2/O_2 como el cociente respiratorio Evidentemente, en la anterior ecuación este cociente sería igual a 1. Para la determinación del cociente respiratorio es necesario determinar el oxígeno consumido por la planta, así como también el CO_2 liberado. Los valores obtenidos para el cociente respiratorio son a veces menores que la unidad y a veces mayores. Ello puede obedecer a una o más de las causas siguientes: 1) Los hidratos de carbono pueden oxidarse incompletamente, convirtiéndose en ácidos orgánicos u otros compuestos, por lo cual no tiene lugar el desprendimiento de CO_2. Ello hace que el cociente sea menor que la unidad.

Un típico ejemplo de este caso se encuentra en los cactos, en los que el cociente respiratorio es siempre inferior a 1 durante la noche debido a que los hidratos de carbono son oxidados pasando a ácidos orgánicos. Al día siguiente estos ácidos orgánicos, junto con hidratos de carbono no modificados, son oxidados completamente hasta la formación de CO_2 y H_2O y, puesto que se necesita menor cantidad de oxígeno para oxidar a los ácidos, el cociente es ahora mayor que 1. Algo semejante se ha visto que tiene lugar en la maduración de las manzanas. Debe insistirse en que el proceso que acabamos de indicar es muy importante para los cactos, porque conduce a la conservación de CO_2 para la respiración, ya que si durante la noche se verificase la oxidación completa, se perdería mucho CO_2, que de esta manera puede ser utilizado durante el día. 2) La respiración puede realizarse en ausencia completa de oxígeno, pero con liberación de CO_2, como ocurre en el caso de la fermentación, y ello hace que el cociente sea mayor que 1. 3) Pueden oxidarse otras substancias además de los hidratos de carbono, con lo que se obtienen para el cociente respiratorio valores superiores o inferiores a la unidad. Así, por ejemplo, cuando se oxidan las grasas, como ocurre frecuentemente, el cociente será menor que la unidad debido a la mayor cantidad de oxígeno que se precisa para oxidar a las grasas y a veces a la fijación de parte del oxígeno por los ácidos grasos no saturados que forman parte de las mismas. El cociente respiratorio de las semillas grasas en germinación, como las del girasol o del lino, es a veces 0,3. Por el contrario, la oxidación de algunos ácidos orgánicos da cocientes mayores que la unidad. Así, la oxidación completa del ácido málico daría un cociente igual a 4, según puede comprobarse en la ecuación siguiente:

$$2\ \begin{matrix}\text{COOH}\\ |\\ \text{COOH}\end{matrix} + O_2 = 4CO_2 + 2H_2O$$

ácido oxálico

En general, el cociente respiratorio es igual a la unidad únicamente cuando los hidratos de carbono se oxidan por completo.

Substancias utilizadas en la respiración. De las anteriores consideraciones acerca de las fluctuaciones del valor del cociente respiratorio se deduce

Escaneado con CamScanner

que los vegetales pueden emplear diferentes substancias como fuentes de energía. Probablemente el material más comúnmente utilizado por las plantas superiores es la glucosa o la fructosa. También se utilizan otros azúcares. Algunas plantas oxidan grasas, aminoácidos, otros ácidos orgánicos e incluso proteínas. En casos de inanición, el propio protoplasma puede ser empleado para la respiración.

Entre las bacterias se encuentran grupos especializados que utilizan materiales inorgánicos como fuentes de energía. Así, las hidrogenobacterias emplean el hidrógeno, las tiobacterias, el azufre, las bacterias metánicas, el metano, y las bacterias sulfhídricas, el sulfuro de hidrógeno. Todas estas substancias son oxidadas como fuentes de energía.

Si consideramos conjuntamente a todo el reino vegetal, puede afirmarse que las substancias empleadas en la respiración van desde los materiales inorgánicos más sencillos hasta los orgánicos más complejos. No obstante, en general, podemos considerar a los azúcares como el material respiratorio más corriente en las plantas verdes superiores.

Factores que afectan la intensidad de la respiración. Factores internos. La intensidad con que la respiración se efectúa en la planta está regida por cierto número de factores tanto externos como internos. Entre los factores internos debe mencionarse la cantidad de material respirable, especialmente de hidratos de carbono, la cantidad de materia celular que efectivamente respira, la actividad de los enzimas respiratorios, la acidez del jugo celular, la actividad de la planta y la edad de ésta. No todos los factores internos han sido completamente estudiados, aunque sí se conoce algo sobre su actuación. Se ha comprobado, por ejemplo, que las hojas que contienen pequeñas cantidades de azúcar, a consecuencia de hallarse en la oscuridad, respiran muy débilmente, pero cuando se les suministra azúcar (en la oscuridad) inmediatamente se incrementa la intensidad de la respiración. No obstante las concentraciones elevadas de azúcares, disminuyen de nuevo la intensidad, probablemente a consecuencia de efectos osmóticos, puesto que las concentraciones elevadas de sales inorgánicas ejercen análoga influencia. Es natural afirmar que la continuación de la respiración dependerá de la disponibilidad de adecuadas cantidades de alimentos y de aquí que la intensidad de la respiración disminuya cuando el suministro sea inadecuado. En general, las plantas jóvenes respiran con mayor intensidad por unidad de peso seco que las plantas adultas, en parte porque un mayor porcentaje de sus tejidos son fisiológicamente activos, por lo que requieren mayor cantidad de energía. De manera semejante, los órganos durmientes como las semillas y yemas respiran muy débilmente, pero cuando se reanuda el crecimiento, la intensidad de la respiración se eleva inmediatamente. Entre los factores internos más importantes que afectan a la respiración se encuentran las actividades de los ***enzimas respiratorios*** ya mencionados. Puesto que la respiración es una oxidación, muchas de las substancias utilizadas

Escaneado con CamScanner

como fuentes de energía deben ser precisamente hidrolizadas antes de que puedan ser oxidadas en el transcurso de la respiración. Ello implica la actuación de muchos de los enzimas hidrolíticos ya mencionados. Algunos enzimas respiratorios catalizan la oxidación mediante la adición de oxígeno, mientras que otros la catalizan determinando la pérdida de hidrógeno o la pérdida de electrones. Existen dos clases principales de enzimas oxidantes, las *oxidasas* y las *deshidrogenasas*. Ambos tipos de enzimas actúan conjuntamente con probabilidad determinando la oxidación de compuestos químicos que ordinariamente se consideran estables. Ejemplos de enzimas oxidantes del tipo *oxidasa* son las *oxidasas con hierro*, tales como *citocromoxidasa* y las diversas *peroxidasas*, y las *oxidasas con cobre*, tales como la *tirosinasa*, *lacasa* y la *oxidasa ascórbica*. Ejemplos de *deshidrogenasas* son la *deshidrogenasa alcohólica*, la *deshidrogenasa de la glucosa* y la *deshidrogenasa láctica*. La *catalasa*, aunque no sea un enzima oxidante, se clasifica generalmente junto a las *oxidasas* debido a que su acción está estrechamente vinculada con la oxidación fisiológica. Descompone el peróxido de hidrógeno en agua y oxígeno gaseoso.

Factores externos. Entre los factores externos que influyen sobre la intensidad de la respiración, los más importantes son la temperatura, la luz, la disponibilidad de oxígeno, la disponibilidad de agua, la concentración de anhídrido carbónico, de substancias tóxicas y estimulantes y las enfermedades y lesiones.

Temperatura. En general, la intensidad de la respiración aumenta al aumentar la temperatura, duplicándose aproximadamente la intensidad por cada diez grados de aumento de temperatura. Las plantas pueden seguir respirando a temperaturas muy bajas, pero la intensidad es también muy baja. Ello es especialmente verdad en el caso de las formaciones durmientes, como las semillas. Puesto que algunas semillas son capaces de resistir temperaturas de —50°C y aún más bajas, y puesto que la respiración continúa mientras continúa la vida, algo de respiración debe realizarse incluso a tan bajas temperaturas y aun cuando sea demasiado débil para ser detectada por medios ordinarios. Al aumentar la temperatura, la intensidad de la respiración aumenta igualmente hasta que se alcanza un máximo. Más allá de éste, la intensidad permanece la misma hasta que se alcanza una temperatura que mata a la planta. Puesto que hay alguna evidencia de que a temperaturas más elevadas la intensidad de la respiración puede descender en algunas plantas, se ha comprobado que, en general, no existe un óptimo para la respiración. Es decir, la intensidad continúa elevándose al aumentar la temperatura hasta alcanzar la intensidad máxima y permaneciendo en ese punto. En otras palabras, no existe una temperatura en la que se alcance la intensidad máxima de la respiración.

Luz. La respiración aumenta en las plantas verdes con la luz, pero el efecto de la luz es indirecto, actuando probablemente a través del suministro de material respiratorio en forma de hidratos de carbono. Las plantas desprovistas de

Escaneado con CamScanner

clorofila no responden de esta manera. Que la luz no sea necesaria para la respiración se desprende del hecho de que continúa durante la noche de la misma manera que durante el día. Es posible que parte del efecto sobre la intensidad sea debido al aumento de temperatura resultante de la absorción de energía radiante por parte de los constituyentes de la célula. Spoehr explicó parte del efecto de la luz mediante el hecho de que los rayos solares ionizan el oxígeno atmosférico, lo que determina la autoxidación en el protoplasma. Como resultado del efecto de la luz, las plantas umbrícolas respiran frecuentemente con intensidad menor con que lo hacen las plantas expuestas al sol.

Suministro de oxígeno. Aunque la respiración pueda seguir realizándose durante cierto tiempo en las plantas superiores incluso en ausencia total de oxígeno, normalmente las plantas superiores deben disponer de un suministro de oxígeno para seguir viviendo. El que se halle o no presente el oxígeno afecta mucho el tipo de respiración y los productos finales producidos. Por regla general, en la atmósfera existe mucho más oxígeno que el que las plantas necesitan. Concentraciones tan bajas como el 1 por ciento se ha comprobado que son suficientes en algunos casos. Es probable que muchos de los tejidos interiores de las plantas no obtengan normalmente concentraciones muy elevadas de oxígeno, por lo que no podrían respirar normalmente si se precisasen grandes cantidades de oxígeno. Existen algunas bacterias y hongos que viven normalmente en ausencia completa de oxígeno. Tales formas realizan únicamente la respiración anaeróbica.

Suministro de agua. El efecto del contenido de agua sobre la respiración es bien conocido en su efecto sobre las semillas. Las semillas secas respiran con intensidad muy débil, pero al ir siendo absorbida el agua la intensidad aumenta hasta alcanzarse un máximo que varía con las diferentes semillas. Un nuevo aumento de agua puede luego disminuir la intensidad. Es esta respiración incrementada lo que hace a veces que el grano almacenado se caliente cuando se humedece. El efecto del agua en este caso se explica parcialmente por el hecho de que el agua puede aumentar los procesos digestivos que proporcionan materiales respiratorios. La respiración de la planta en crecimiento es también afectada por el contenido acuoso de sus tejidos. Si se pierde agua por transpiración hasta tal punto que las células se vuelvan flácidas, el crecimiento queda inhibido y con él la actividad respiratoria.

Concentración de anhídrido carbónico. La acumulación de anhídrido carbónico gaseoso resultante de la respiración puede inhibir la ulterior respiración. Esto se demuestra por el hecho de que la germinación de las semillas quede inhibida por completo si se deja que el anhídrido carbónico se acumule alrededor de las mismas. No obstante, cuando se desplaza este anhídrido carbónico, la germinación continúa. Las plantas verdes colocadas a la luz pueden soportar grandes cantidades de anhídrido carbónico sin sufrir daños. El efecto inhibidor del anhídrido carbónico sobre la respiración puede explicar, aun cuan-

Escaneado con CamScanner

do sea parcialmente, el hecho de que el anhídrido carbónico detenga la fluidez del protoplasma.

Substancias tóxicas y estimulantes. El efecto de ciertas substancias químicas sobre los vegetales, así como sobre los animales, es debido al efecto que dichas substancias ejercen sobre la respiración. Aun cuando en dosis fuertes tales substancias pueden detener completamente la respiración causando con ello la muerte, es interesante advertir que, en pequeñas dosis, aceleran por algún tiempo la intensidad respiratoria. Así, por ejemplo, se ha comprobado que una dosis de 0,1 cc de cloroformo en 970 cc de aire determina un incremento en la expulsión de anhídrido carbónico por las hojas. Después de cierto tiempo este incremento deja de producirse y se vuelve de nuevo a la intensidad normal. Si la dosis es de 1 cc en 970 cc de aire también se estimula la expulsión de anhídrido carbónico durante algún tiempo, pero determina un efecto tóxico, puesto que ya no existe recuperación por parte de la hoja. Si la dosis se eleva a 10 cc en 970 cc de aire, no existe ningún género de estímulo y la respiración cesa inmediatamente. Se ha comprobado por parte de diferentes investigadores que el éter, la acetona, formaldehido, cafeína, paraldehido, cocaína, morfina, quinina, solanina y otras substancias, producen efectos análogos, es decir, en pequeñas dosis producen efectos estimulantes, mientras que a grandes dosis actúan de narcóticos. Se ha intentado explicar el modo de acción de los venenos, pero no se ha conseguido dilucidar esta cuestión. Warburg creía que los fenómenos de superficie limitante desempeñan un importante papel en la respiración y que la acción de los venenos se explica mediante el hecho de que son muy activos superficialmente, interfiriendo por ello considerablemente con la respiración. Algunas substancias tóxicas actúan probablemente a través de sus efectos sobre los enzimas respiratorios.

Enfermedades y lesiones. Ambos transtornos estimulan también frecuentemente la respiración. El grado de estimulación depende de la extensión del daño y de la naturaleza del tejido lesionado. En algunos casos, las lesiones provocan una reanudación del crecimiento que determina la cicatrización de las heridas. Este crecimiento incrementado supone un aumento en la respiración, puesto que precisa de mayor cantidad de energía. En algunos casos, como en la patatera, se ha comprobado que las lesiones determinan un aumento de azúcares en la región lesionada, debida probablemente a la estimulación producida en la actividad de la *diastasa*. Estos azúcares proporcionan el material respiratorio y pueden contribuir al incremento de la actividad respiratoria. Si el daño o la enfermedad está lo suficientemente extendido por la planta puede resultar muy perjudicial para la misma debido a la pérdida de materiales resultante del incremento de la actividad respiratoria, aunque pueden contribuir muchos otros factores a la debilitación de la planta.

Respiración anaeróbica. Fermentación. Muchos vegetales, cuando carecen de oxígeno libre, continúan expulsando anhídrido carbónico y producen

Escaneado con CamScanner

frecuentemente alcohol y otros compuestos. Esto se ha comprobado en el caso de semillas, frutos carnosos, hojas, flores, partes leñosas de las plantas y muchos hongos y bacterias. La respiración de este tipo se denomina respiración anaeróbica o fermentación. Ejemplos bien conocidos de este fenómeno son las fermentaciones alcohólica y láctica del azúcar, que pueden representarse mediante las siguientes ecuaciones:

$$\underset{\text{glucosa}}{C_6H_{12}O_6} \longrightarrow \underset{\text{alcohol etílico}}{2C_2H_5OH} + 2CO_2 + 28\,000 \text{ cal por mol}$$

$$\underset{\text{glucosa}}{C_6H_{12}O_6} \longrightarrow \underset{\text{ácido láctico}}{2CH_3CHOHCOOH} + 18\,000 \text{ cal por mol}$$

Obsérvese cómo no interviene oxígeno libre en ninguno de los dos casos y que la energía obtenida es considerablemente menor que la que se obtiene con la oxidación completa del azúcar. Ambos procesos son de naturaleza enzimática. El primero de ellos se utiliza en la obtención industrial del alcohol mediante las levaduras. El segundo tiene lugar cuando la leche se agria en presencia de las bacterias del ácido láctico.

Los procesos fermentativos tienen una amplia utilización en la industria. El mejor conocido de dichos procesos es la fermentación alcohólica llevada a cabo por el complejo enzimático *cimasa*, integrado por una serie de enzimas y coenzimas. La fermentación del azúcar para dar lugar al alcohol ha sido practicada por el hombre durante siglos. Aunque las levaduras se utilizan corrientemente para este propósito, muchos otros vegetales pueden realizar también actividades fermentativas, especialmente otros hongos y bacterias, así como también plantas superiores. Las semillas del guisante, después de haber sido empapadas de agua y colocadas en un tubo de ensayo invertido con mercurio, para que no pueda penetrar allí el oxígeno, al cabo de cierto tiempo producen mucho anhídrido carbónico y alcohol. Algunas plantas mueren si se las mantiene en condiciones anaeróbicas durante demasiado tiempo. Los productos de la oxidación incompleta que se realiza en tales condiciones contribuyen probablemente a causar la muerte, dada su naturaleza tóxica. Otros vegetales, especialmente algunos hongos y bacterias, no sufren daños hasta que se han acumulado considerables cantidades de productos finales.

Las ecuaciones precedentes representativas de procesos fermentativos indican simplemente los substratos iniciales y los productos finales de las reacciones. En ambos casos tienen lugar una serie compleja de pasos intermedios antes de que se llegue a los productos finales. Estos pasos intermedios se indican en el diagrama de la figura 12-4. En la fermentación, así como en la respiración aeróbica, estos pasos pueden dividirse en dos fases: 1) ***glicolisis***, en la cual los hidratos de carbono son oxidados hasta llegar al ácido pirúvico, y 2) la subsiguiente ***oxidación del ácido pirúvico.*** La glicolisis no requiere la intervención de oxígeno libre y sigue la misma marcha tanto en la respiración aeróbica

Escaneado con CamScanner

como en la anaeróbica. Por el contrario, la oxidación del ácido pirúvico, aunque puede seguir cierto número de caminos diferentes, sigue distinta marcha en los dos tipos de respiración aeróbica y anaeróbica. Ello se observa al comparar las figuras 12-4 y 12-5. En todos los tipos de fermentación, la oxidación del ácido pirúvico se realiza en ausencia de oxígeno.

Durante los pasos iniciales de la glicolisis los azúcares se fosforilizan y se convierten finalmente en fructosa-1,6-difosfato. Estos cambios son llevados a

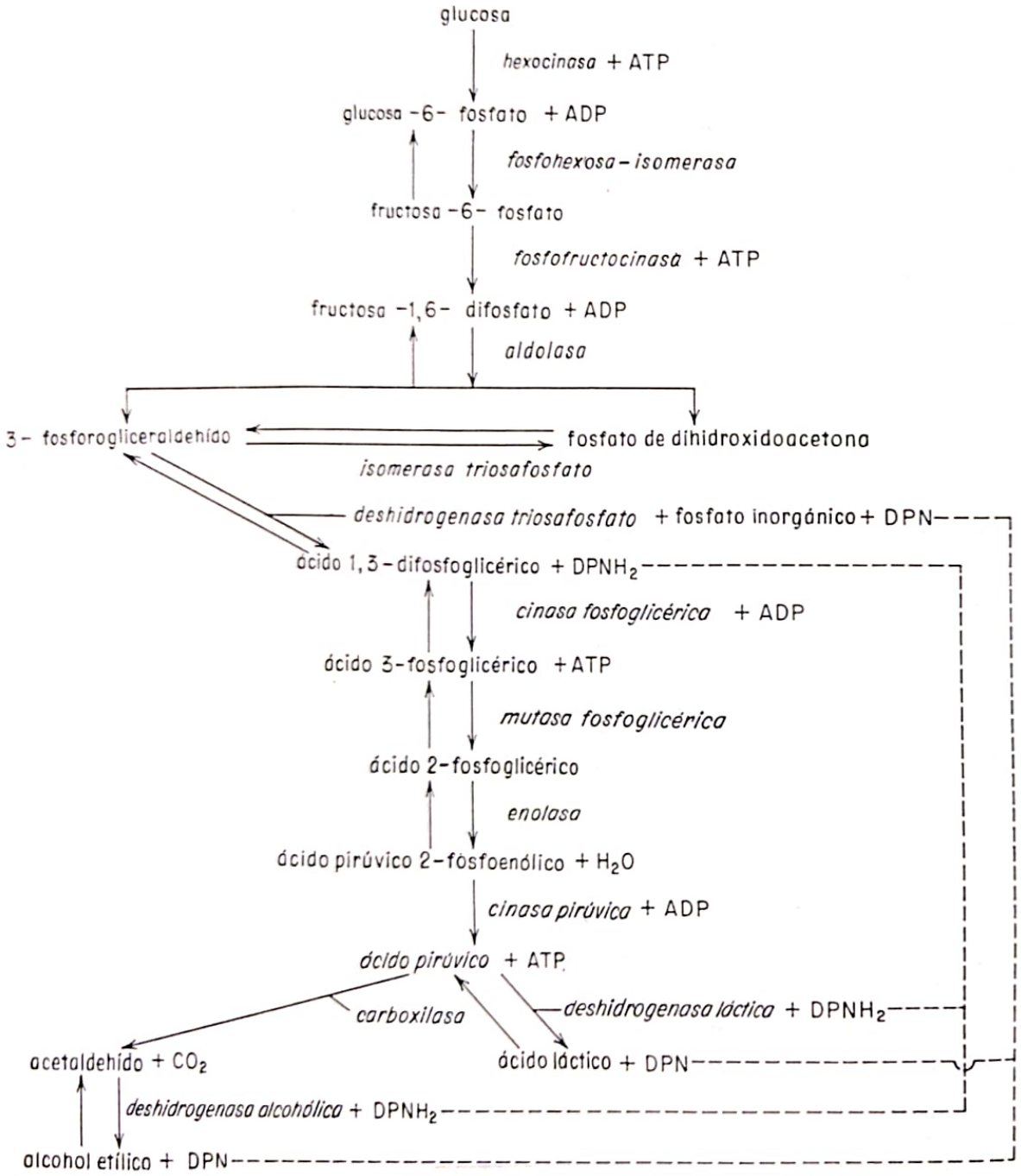


FIG. 12-4 Pasos sucesivos en la glicolisis de la glucosa y los dos caminos de la oxidación anaeróbica del ácido pirúvico.

Escaneado con CamScanner

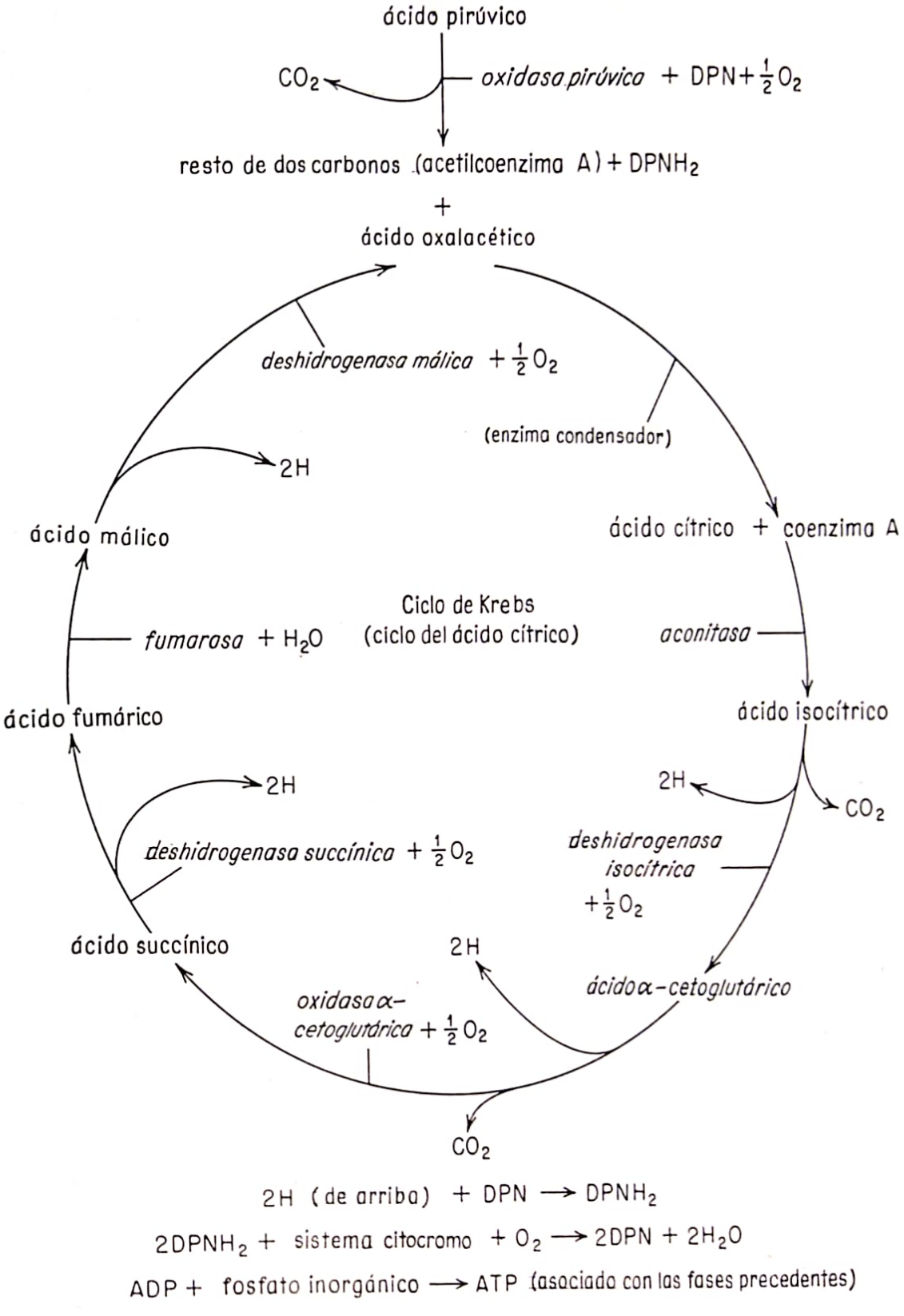


FIG. 12-5. Oxidación aeróbica del ácido pirúvico.

Escaneado con CamScanner

cabo gracias a la transferencia de un radical fosfórico desde el adenosín-trifosfórico (ATP) al azúcar, convirtiéndose el ATP en adenosín-difosfórico (ADP). A través de los siguientes pasos de la glicolisis hasta la formación del ácido pirúvico, los derivados del hidrato de carbono originario permanecen en estado fosforilado.

Mediante la acción del enzima *aldolasa*, la fructosa-1,6-difosfato, compuesto de seis carbonos, es escindida en dos compuestos de tres carbonos, o triosas, a saber, fosfato de dihidroxidoacetona y 3-fosforogliceraldehido. Algunas moléculas del fosfato de dihidroxidoacetona pueden ser transformadas finalmente en glicerina y empleadas en la síntesis de las grasas, pero otras pueden ser convertidas también en 3-fosforogliceraldehido según se indica en la figura 12-4. Mediante la pérdida de hidrógeno, este último es oxidado, pasando luego a ácido 1,3-difosforoglicérico. En este paso el nucleótido difosfopiridina (DPN) actúa como aceptor de hidrógeno, convirtiéndose en $DPNH_2$. Finalmente, y mediante una serie de reacciones en las que intervienen varios enzimas, según se indica en la figura 12-4, se forma el ácido pirúvico. En el paso final de la glicolisis, el fosfato es tomado por el ADP, que se convierte en ATP. El ATP queda libre para proporcionar fosfato en ulteriores reacciones.

La oxidación del ácido pirúvico, según se dijo previamente, puede seguir diferentes caminos. En la fermentación alcohólica, mediante la acción del enzima *carboxilasa*, se convierte primero en aldehido acético (CH_3CHO) mediante la pérdida de CO_2 de su grupo carboxílico (grupo COOH). El CO_2 se escapa en forma de gas, y el aldehido acético, por la acción de la *deshidrogenasa alcohólica*, es reducido a alcohol etílico. En la última reacción, el $DPNH_2$ cede su hidrógeno, quedando oxidado y convertido en DPN. El $DPNH_2$ puede ser el mismo que se formó durante la glicolisis. En la fermentación láctica, la *deshidrogenasa láctica* convierte al ácido pirúvico en ácido láctico.

Debe indicarse a propósito de la respiración anaeróbica (fermentación) que es un método de obtención de energía mucho menos eficiente para el vegetal que la respiración aeróbica. Mientras que la oxidación completa de la glucosa, según se indicó previamente, proporciona 673 000 cal de energía por mol, la fermentación de la glucosa a alcohol etílico proporciona únicamente de 21 000 a 28 000 cal por mol. Por tanto, es probable que cuando una planta en crecimiento se coloca en condiciones anaeróbicas, su muerte puede ser debida en parte al hecho de que es incapaz de obtener la energía suficiente para proseguir su normal funcionamiento fisiológico. A pesar de ello, algunos vegetales utilizan exclusivamente este método para obtener energía. Entre ellos figuran algunas bacterias. Las bacterias del ácido láctico son un ejemplo bien conocido. Tales vegetales no pueden vivir en una atmósfera que contenga oxígeno libre.

Respiración aeróbica o respiración con oxígeno. En contraste con la respiración anaeróbica (fermentación), la respiración aeróbica tiene lugar únicamente en presencia de oxígeno libre y determina la oxidación completa de

Escaneado con CamScanner

los azúcares hasta la formación de CO_2 y H_2O. Como en el caso de la respiración anaeróbica, existe una fase glicolítica y una fase de oxidación pirúvica; no obstante, esta última sigue un camino completamente diferente y mucho más complicado. La fase glicolítica puede realizarse de la manera anteriormente indicada para la respiración anaeróbica (fig. 12-4), aunque existen caminos alternativos para la destrucción del fosfato de pentosa, que no es menester examinar aquí. Los pasos probables para la oxidación del ácido pirúvico se indican en la figura 12-5. Mediante la acción del sistema enzimático *oxidasa pirúvica*, el ácido pirúvico es oxidado hasta un fragmento de 2 carbonos, con liberación de CO_2. En el transcurso de esta reacción el DPN es reducido a $DPNH_2$. El fragmento de 2 carbonos se combina con el ácido oxalacético y entra en un ciclo de reacciones conocido como el ciclo del ácido cítrico o ***ciclo de Krebs*** (así denominado en honor del primero que lo describió). El ciclo de Krebs implica la acción de muchos enzimas y la formación, paso a paso, de una serie de ácidos orgánicos, determinando finalmente la producción de más ácido oxalacético, capaz de reaccionar con más fragmentos de 2 carbonos de la oxidación del ácido pirúvico repitiendo el ciclo. Durante este proceso se libera CO_2 en cada una de las tres reacciones.

El hidrógeno liberado de varios intermediarios del ciclo, junto con parte del formado en la fase glicolítica, se combina con DPN para formar DPN reducido, que es el $DPNH_2$. Finalmente, el hidrógeno del $DPNH_2$, mediante la acción del sistema citocromooxidasa, se combina con el oxígeno para formar agua, con lo cual el $DPNH_2$ es oxidado a DPN. Asociada con estas reacciones y constituyendo una parte muy importante del proceso, se realiza la fosforilización oxidativa mediante la cual el adenosín-difosfórico (ADP) se combina con fosfato inorgánico para formar el adenosín-trifosfórico (ATP). Debido a los enlaces muy ricos en energía del ATP, el número de moléculas de ATP formadas es de gran importancia, puesto que esta energía puede ser utilizada cuando el ATP reacciona con otros compuestos para impulsar las reacciones metabólicas. Se observará en la figura 12-4 que parte del ATP es puesto de lado en la fase glicolítica de la respiración. Mucho más es el que se forma en la oxidación aeróbica del ácido pirúvico (ello no se observa en la figura 12-5). Por consiguiente, la respiración aeróbica proporciona mucha mayor cantidad de energía que la anaeróbica.

Para cada molécula de ácido pirúvico oxidada en las anteriores reacciones se consumen 2 ½ moléculas de oxígeno, liberándose 3 moléculas de CO_2 y de agua. La reacción completa puede resumirse de la manera siguiente:

$$\underset{\text{ácido pirúvico}}{CH_3 \cdot CO \cdot COOH} + 2\,\tfrac{1}{2}\,O_2 \longrightarrow 3CO_2 + 2H_2O + \text{energía}$$

En resumen, la respiración aeróbica, igual que la anaeróbica, comprende una fase glicolítica en la cual los azúcares son fosforilados y después desintegra-

Escaneado con CamScanner

dos hasta ácido pirúvico. En la respiración anaeróbica el ácido pirúvico es incompletamente oxidado, convirtiéndose en alcohol etílico o en ácidos orgánicos. El proceso completo de la respiración anaeróbica proporciona escasa cantidad de energía. En la respiración aeróbica, el ácido pirúvico, a través de una serie compleja de reacciones que incluyen el ciclo de Krebs y el sistema enzimático citocrómico, es oxidado finalmente hasta CO_2 y H_2O. Los productos finales de la respiración aeróbica son, por consiguiente, el CO_2 y el H_2O, y mucha de la energía originalmente presente en el azúcar es liberada para su empleo en el metabolismo y en el crecimiento.

Relaciones energéticas en la respiración. Se ha afirmado ya que el aspecto más importante de la respiración es el suministro de energía para su empleo inmediato por parte de la planta. La producción de esta energía se lleva a cabo por medio de reacciones en las que intervienen el adenosín-difosfórico (ADP) y el adenosín-trifosfórico (ATP). Las características generales de estos dos coenzimas han sido ya indicadas anteriormente. Cuando el ATP se convierte en ADP y fosfato, se liberan aproximadamente 8000 cal de energía por mol. Por el contrario, cuando el ADP es convertido en ATP mediante la incorporación de fosfato, aproximadamente 8000 cal por mol quedan almacenadas en el ATP. Durante la glicolisis de la glucosa, ya expuesta anteriormente, algunos de los productos procedentes de la degradación son capaces de reaccionar con el ADP para producir ATP. De este modo se transfiere al ATP la energía de la glucosa, mediante reacciones de adición en ciertos lugares en unidades de unas 8000 cal. Durante la oxidación incompleta de la glucosa, que tiene lugar en el transcurso de la respiración anaeróbica, únicamente una pequeña fracción de la energía disponible en la glucosa es recuperada en el ATP, mientras que en el caso de la respiración aeróbica se recupera una cantidad mucho mayor. Ello se realiza específicamente mediante la fosforilización oxidativa durante la oxidación del $DPNH_2$ por el oxígeno en presencia del sistema citocromo.

El ATP es la fuente de energía más directamente utilizable de la célula viva. Una vez producido, es capaz de impulsar las reacciones que requieren energía mediante su conversión en ADP y fosfato, cediendo de este modo sus enlaces fosfato muy ricos en energía. Innumerables reacciones que requieren energía utilizan la energía del ATP producido en la respiración. Entre estas reacciones que requieren energía en la célula vegetal y que puede demostrarse directamente que dependen del suministro de ATP figuran la síntesis de las proteínas a partir de aminoácidos y la síntesis de ácidos grasos complejos a partir de ácidos grasos sencillos. Se ha comprobado asimismo que la contracción de las fibras musculares, la bioluminiscencia de las «moscas de fuego» y de algunos hongos, y la producción de electricidad por parte de ciertas anguilas, son procesos que dependen directamente de la presencia del ATP. La conservación de la temperatura del cuerpo en los animales homeotermos y la energía necesaria para muchos procesos fisiológicos en los vegetales, dependen también

Escaneado con CamScanner

probablemente de un suministro de ATP. Por tanto, el ATP es la unidad productora de energía de la célula, siendo utilizada en la misma dondequiera que debe realizarse algún trabajo bioquímico.

La cantidad total de energía liberada en la respiración depende de la clase del material oxidado y del grado de oxidación alcanzado. No todas las substancias proporcionan la misma cantidad de energía. Así, un gramo de hidratos de carbono libera, al oxidarse totalmente, 4100 cal, un gramo de alcohol 7100 cal, un gramo de grasa 9100 cal y un gramo de proteína 5800 cal. Si las grasas se comparan con los hidratos de carbono, es evidente que para una cantidad dada de grasa, al oxidarse totalmente, liberará 2 1/4 veces más energía que la misma cantidad de hidrato de carbono. Lo cual es debido a que la grasa contiene relativamente menos oxígeno.

En general, los compuestos ricos en hidrógeno, o pobres en oxígeno, desprenden más energía que los compuestos con relativamente escaso hidrógeno y mucho oxígeno. El grado de oxidación, como se indicó ya anteriormente, es también importante. Así, si la glucosa se oxida completamente, como ocurre en el caso de la respiración aeróbica, libera 673 000 cal por mol, mientras que si se oxida únicamente hasta el estado de alcohol etílico, como ocurre en la fermentación, únicamente desprende 21 000 a 28 000 cal por mol. Dicho de otro modo, se necesita emplear cerca de 25 veces más azúcar en la fermentación para obtener la misma cantidad de energía que la obtenida mediante la respiración aeróbica. Ello puede contribuir a explicar por qué la mayoría de las plantas no pueden sobrevivir en condiciones anaeróbicas.

RESUMEN DE LA FASE CATABÓLICA DEL METABOLISMO

En contraste con la fase anabólica del metabolismo, que consiste en procesos de carácter constructivo o sintético, la fase catabólica implica únicamente procesos destructivos. Los principales procesos catabólicos son la digestión, la respiración aeróbica y la respiración anaeróbica o fermentación. La digestión comprende todos los procesos que contribuyen a hacer a los alimentos solubles y difusibles, de manera que puedan ser transportados o empleados en el metabolismo general de la planta. Dichos procesos implican la hidrólisis de los hidratos de carbono, grasas y proteínas mediante los enzimas, que son catalizadores orgánicos. Los hidratos de carbono insolubles son hidrolizados hasta su conversión en azúcares solubles. Las grasas son transformadas en glicerina y ácidos grasos, siendo estos últimos transformados ulteriormente en azúcares. Las proteínas son convertidas finalmente en aminoácidos. La cantidad de energía liberada en estas transformaciones es escasa. Los productos digeridos pueden ser transportados a otras partes del vegetal y utilizados para la respiración,

Escaneado con CamScanner

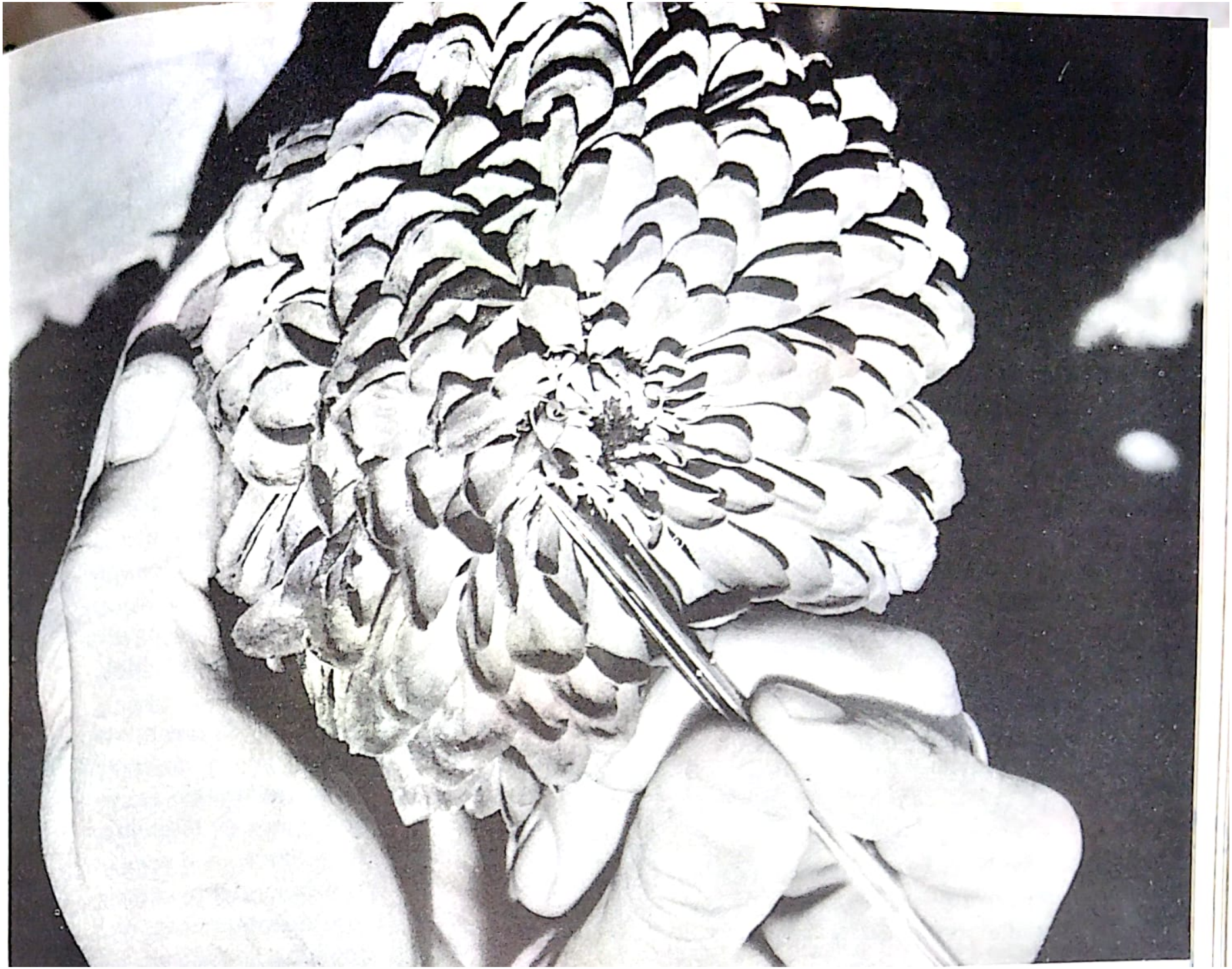
para la síntesis de otras substancias orgánicas o en la elaboración de nuevo protoplasma (asimilación). Algunos pueden pasar nuevamente a formas insolubles y almacenadas en diversos órganos del vegetal. La digestión es una función propia de toda célula viva, pero tiene lugar principalmente allí donde los alimentos son almacenados, como en las semillas en germinación.

La respiración comienza allí donde acaba la digestión e implica una desintegración mucho más drástica de los alimentos con la subsiguiente liberación de la energía utilizable por parte de la planta. Químicamente, consiste en una oxidación y comprende todos los cambios catabólicos acompañados de liberación substancial de energía y todos los cambios gaseosos concomitantes. Existen dos tipos de respiración, a saber, la respiración aeróbica, con oxígeno, y la respiración anaeróbica o fermentación. La primera, que es el tipo común de todas las plantas superiores y de los animales, así como de la mayoría de los vegetales inferiores, requiere el aporte de oxígeno libre y determina la completa oxidación de los azúcares y otras substancias hasta su conversión en CO_2 y agua, con liberación de la mayor parte de la energía contenida en la substancia oxidada. La última se realiza en ausencia de oxígeno libre y determina la oxidación incompleta hasta CO_2 y alcohol o hasta diversos ácidos orgánicos, con la liberación de mucha menor cantidad de energía.

Ambos tipos de respiración encierran una fase glicolítica y una fase de oxidación pirúvica. La fase glicolítica sigue el mismo camino en ambos tipos de respiración y acaba con la producción de ácido pirúvico. En la respiración anaeróbica, mediante la acción de diferentes enzimas, el ácido pirúvico es finalmente desintegrado hasta CO_2 y alcohol o hasta ácido láctico y otros ácidos orgánicos. En la respiración aeróbica, el ácido pirúvico es completamente oxidado hasta CO_2 y agua después de sufrir una serie compleja de pasos que comprenden el ciclo de Krebs y la actuación de muchos enzimas diferentes. La fase final de la oxidación corre a cargo del sistema citocromo-oxidasa. En esta fase el hidrógeno se une con el oxígeno para formar agua. El CO_2 se libera durante varios de los pasos del proceso aeróbico completo. También se realiza una fosforilización oxidativa, mediante la cual el adenosín-difosfórico (ADP) se combina con fosfato inorgánico para formar el adenosín-trifosfórico (ATP). El ATP es la fuente de energía más directamente utilizable por la célula viva. Mediante el ATP la energía originaria de los alimentos respirados queda canalizada hacia la realización de todos los demás procesos metabólicos que requieren un aporte de energía.

Debe subrayarse que las fases anabólica y catabólica del metabolismo son completamente independientes. El metabolismo general de la célula se realiza mediante la realización simultánea de ambas fases que, únicamente por conveniencias de estudio, pueden separarse. El último fin de todo el metabolismo es la asimilación y la conservación de la vida y del crecimiento.

Escaneado con CamScanner



Escaneado con CamScanner

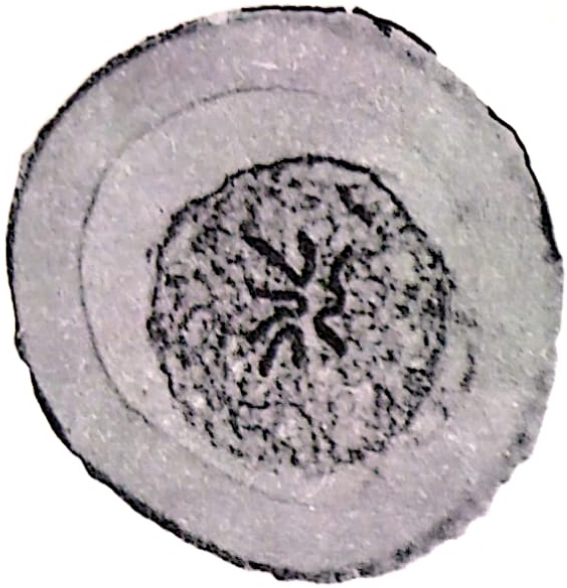


FIG. 13-1. Fotografía en la que se observan dos parejas de cromosomas homólogos, en el gusano *Ascaris*. Obsérvense dos grandes cromosomas, *arriba y a la derecha*, y otros dos más pequeños, *abajo y a la izquierda*. *(Cortesía del Dr. Mervin Reines.)*

mún, estableció Mendel ciertos principios definidos que, desde entonces, se ha visto que son aplicables a una gran diversidad de organismos, tanto vegetales como animales, incluyendo al hombre. Efectivamente, a partir de 1900, los resultados de las investigaciones sobre la herencia llevadas a cabo en gran número de vegetales y animales, han corroborado de manera tan general los principios fundamentales de la herencia establecidos por Mendel, que han pasado a ser considerados como algunas de las grandes generalizaciones de la ciencia biológica.

Meiosis. Cada una de las numerosas especies vegetales y animales posee un número característico de cromosomas en los núcleos de las células que constituyen los cuerpos de sus individuos. Los gametos de cada especie vegetal o animal están igualmente caracterizados por poseer un número definido de cromosomas que, normalmente, es la mitad exacta de la que se encuentra en el núcleo de sus células somáticas. Los cromosomas difieren individualmente entre sí por su tamaño, por su forma y por múltiples rasgos estructurales de menor importancia. Estos diferentes cromosomas constituyen un «lote», o, más técnicamente, un genoma en cada gameto. A cada cromosoma individual del lote en el gameto masculino corresponde otro tipo análogo en el gameto femenino. Los dos miembros de cada pareja de cromosomas son muy semejantes y ello no sólo por lo que se refiere a sus caracteres externos, sino también en sus unidades hereditarias o genes, generalmente equivalentes, que en ellos se albergan.

La unión de los gametos reúne a estos tipos de cromosomas en el cigoto formando parejas. Así, cada uno de los progenitores, macho y hembra, aporta uno de los miembros de cada pareja de cromosomas al nuevo organismo. Debido a su origen y a la semejanza en tamaño, forma y rasgos estructurales generales, los dos cromosomas miembros se denominan ***homólogos***, constituyendo conjuntamente una pareja de ***cromosomas homólogos*** (fig. 13-1). En los organismos donde han sido estudiados, estas parejas de cromosomas homólogos se han numerado. Así, por ejemplo, en el maíz cultivado existen, en cada gameto, 10 cromosomas como número haploide o 1*N*, mientras que en el cigoto y demás células del esporofito hay 10 parejas, o 20 cromosomas individuales, que

Escaneado con CamScanner

constituyen el número diploide. Estas parejas de cromosomas han sido numeradas según su tamaño, representándose la mayor por 1 y la menor por 10.

El conocimiento del proceso de la meiosis es esencial para el estudio de la reproducción y de la herencia en vegetales y animales. Todo organismo que resulta de la reproducción sexual o gamética se desarrolla a partir de un cigoto o huevo fecundado, con $2N$ cromosomas, que resulta de la unión de un gameto masculino con $1N$ y de otro femenino, también con $1N$, originados por los progenitores masculino y femenino. La fecundación o unión de los gametos es, por consiguiente, el punto crítico en el ciclo vital de un organismo en que el número de cromosomas pasa de $1N$, o haploide, a $2N$ o diploide. Al desarrollarse el embrión, aumenta el número de células mediante divisiones mitóticas. En el transcurso de la mitosis, debido a la naturaleza de este proceso, el número de cromosomas permanece constante de una generación de células a la siguiente durante el crecimiento del cuerpo de un organismo. El núcleo de cada célula en el embrión y en el adulto tiene, por consiguiente, el número $2N$ de cromosomas.

Ahora bien, cuando estos vegetales diploides producen esporas o los animales forman sus gametos, el número de cromosomas se reduce nuevamente al número haploide. Esta reducción del número de cromosomas se realiza mediante dos divisiones nucleares sucesivas, denominadas primera y segunda división mitótica (fig. 13-2). En conjunto constituyen el proceso de la meiosis. El término meiosis, del griego *meion*, disminución o reducción, y *osis*, condición, significa literalmente condición de reducción, refiriéndose a la reducción del número de cromosomas de $2N$ a $1N$. También se conoce el proceso por divisiones de reducción. En cada una de ambas divisiones meióticas existe una profase, metafase, anafase y telofase. En este aspecto las divisiones meióticas se asemejan a las divisiones mitóticas de los tejidos en vías de crecimiento.

Al considerar la meiosis debe tenerse en cuenta que, independientemente de cual sea su número, todas las parejas de cromosomas intervienen en el proceso. Aunque en lo que se sigue nos referimos al comportamiento de una sola pareja de cromosomas homólogos, son todas las parejas de cromosomas homólogos las que sufren, simultáneamente, el mismo proceso. Las referencias a los intercambios de partes entre los cromosomas, a la formación de quiasmas y a la relación de éstos con el entrecruzamiento, se omiten deliberadamente en esta exposición.

Primera división meiótica y separación de los cromosomas homólogos. Las células capaces de sufrir las divisiones meióticas pueden designarse generalmente como ***meiocitos*** (del griego *meion*, reducción, y *cytos*, célula). Los meiocitos vegetales, frecuentemente denominados esporocitos, literalmente células formadoras de esporas, se forman en los esporangios. Los meiocitos de los animales, denominados oocitos, literalmente células formadoras de huevos, y espermatocitos o células formadoras de espermatozoos, se forman en las glándulas sexuales.

Escaneado con CamScanner

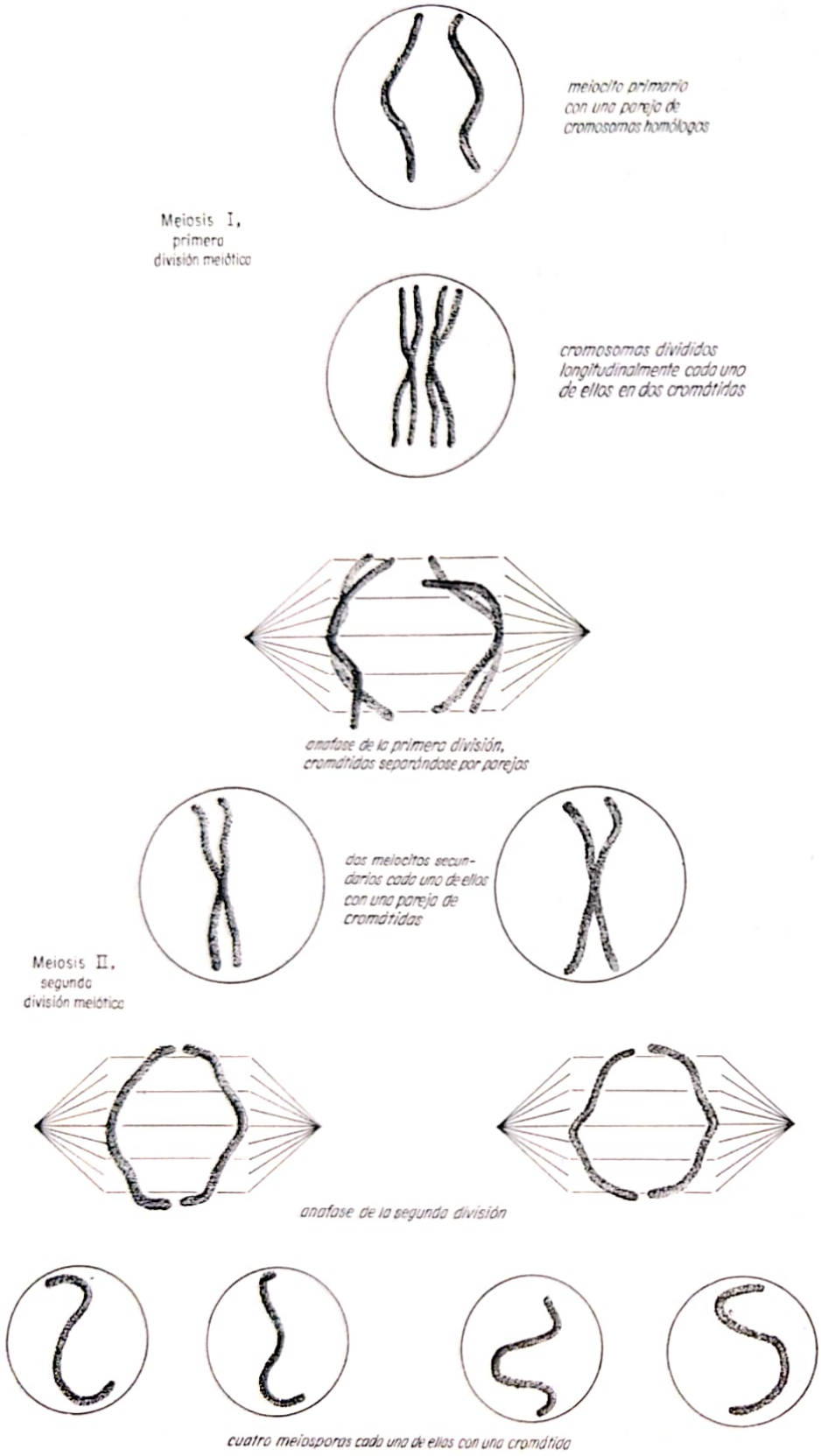


FIG. 13-2. Meiosis. Esquema representativo del comportamiento de los cromosomas durante la primera y segunda divisiones meióticas. (Véase la explicación en el texto.)

Escaneado con CamScanner

Las esporas haploides, o con 1*N*, de las plantas superiores y los gametos 1*N* de los animales se originan como resultado de la meiosis en los meiocitos.

Un rasgo fundamental del comportamiento de los cromosomas durante la profase de la primera división meiótica, que difiere del de la mitosis, es el apareamiento de los cromosomas homólogos. En el proceso del apareamiento, los cromosomas homólogos parecen enroscarse o enrollarse mutuamente. Aunque no se realice una fusión efectiva de estos cromosomas durante la sinapsis, nombre que se asigna al proceso del apareamiento, los dos cromosomas homólogos de cada par entran en íntimo contacto a lo largo de toda su longitud.

Mientras permanecen en contacto, cada miembro de la pareja de cromosomas se divide longitudinalmente, formando dos cromátidas o medios cromosomas. La partición afecta a todo el cromosoma original, salvo el centrómero, que permanece intacto durante este estadio. Las cromátidas, mantenidas unidas en la región del centrómero, forman parejas de cromátidas o diadas, representando conjuntamente al cromosoma originado. Puesto que los dos miembros de la pareja de cromosomas homólogos permanecen en contacto, en el momento de producirse la división longitudinal de cada uno de ellos, existen dos parejas de cromátidas, constituyendo una formación cuadripartita, la ***tétrada cromosómica,*** o quizás con mayor propiedad, la ***tétrada de cromátidas.*** Aunque cada cromosoma esté ahora integrado por dos cromátidas, mientras permanecen reunidas en la región del centrómero, esta estructura bipartida puede considerarse todavía como un cromosoma único. Al acercarse a su fin la profase de la primera división meiótica, las tétradas se desplazan hacia el ecuador del huso de división. Durante la metafase de la primera división, las tétradas están localizadas en la región ecuatorial del huso formando la placa ecuatorial.

La anafase y la reducción del número de cromosomas. Durante la anafase de la primera división meiótica, se separan los miembros que constituyen cada una de las parejas de cromosomas homólogos. Con sus dos cromátidas todavía reunidas en el centrómero, se dirigen hacia polos opuestos del huso de división y, finalmente, a núcleos diferentes (fig. 13-2). De esta manera las cuatro cromátidas de la tétrada cromosómica se separan en dos parejas, que pueden denominarse ahora diadas cromosómicas, o diadas de cromátidas. Puesto que las dos cromátidas de cada pareja de diadas constituyen efectivamente un cromosoma original, su separación durante la anafase de la primera división determina la separación o disyunción de los dos miembros de la pareja original de cromosomas homólogos. Cada uno de los meiocitos secundarios recibe una diada cromosómica, correspondiente a uno de los miembros de cada pareja original de cromosomas homólogos. Así el número 2*N* de cromosomas del meiocito primario queda reducido al número 1*N* en cada uno de los meiocitos secundarios.

Durante la telofase de la primera división meiótica, las parejas de cromosomas pasan a constituir los núcleos de los meiocitos secundarios. Acompañando la división del núcleo tiene lugar, aunque no siempre, la citocinesis, formándose

Escaneado con CamScanner

dos meiocitos secundarios a partir del meiocito primario. En los vegetales, los meiocitos secundarios pueden estar o no separados por membranas celulares.

Segunda división meiótica y separación de las cromátidas. En los vegetales tiene lugar una segunda división meiótica con profase, metafase, anafase y telofase, en cada uno de los dos meiocitos secundarios o esporocitos secundarios, como frecuentemente se les denomina. Un rasgo importante distingue la segunda división de la primera. Puesto que sólo un miembro de cada pareja originaria de cromosomas homólogos se halla presente en los meiocitos secundarios, no existe apareamiento de cromosomas ni otra división en cromátidas, en el transcurso de la segunda división. Sin embargo, durante la misma, tiene lugar la división del centrómetro que reúne a las cromátidas de cada diada cromosómica. Las cromátidas de cada pareja que han quedado sueltas se separan, pasando cada una de ellas intacta a uno de los polos del huso de división y finalmente a diferentes núcleos (fig. 13-2).

Este comportamiento separa a las cuatro cromátidas miembros de la tétrada cromosómica original, distribuyendo a cada una de ellas a cada uno de los cuatro núcleos resultantes de la meiosis. De esta manera el número de cromosomas queda reducido a 1*N* o número haploide, en cada macrospora o microspora. Las divisiones meióticas son importantes no sólo para la reducción del número de cromosomas del número diploide al número haploide, sino también como mecanismos celulares para la segregación y distribución de las unidades hereditarias o genes en ellos contenidas. Por consiguiente, el conocimiento de la meiosis es fundamental en los estudios sobre la herencia.

Durante la telofase de la segunda división meiótica, grupos de cuatro cromátidas, que en el caso del maíz, por ejemplo, figuran en número de 10, se reúnen para constituir la dotación cromosómica haploide en los núcleos de las cuatro meiosporas formadas a partir de cada uno de los meiocitos originales. Las cuatro meiosporas reciben con frecuencia el calificativo de «cuarteto» de esporas. El aspecto del cuarteto de esporas varía en las diferentes clases de plantas. En algunos casos, las esporas pueden disponerse en fila; en otros, son tetraédricas y se disponen en una masa esférica frecuentemente rodeada por la membrana del meiocito original. Cuando germinan las esporas formadas a consecuencia de la meiosis, dan lugar a gametofitos de diferentes tipos de complejidad. El aumento numérico de núcleos y de células que se verifica durante el crecimiento y desarrollo del gametofito 1*N*, se realiza por mitosis, de la misma manera que en el desarrollo del esporofito 2*N*.

Comparación de la fecundación con la meiosis. La fecundación y la meiosis son fenómenos compensatorios en la reproducción que sirven para mantener el número de cromosomas en un estado de equilibrio, de una generación a otra. La unión de los gametos haploides determina que el número de cromosomas en el cigoto sea el diploide. Luego, en el momento de realizarse la meiosis a lo largo del ciclo vital, los cromosomas se reducen de nuevo al número haploide. La

Escaneado con CamScanner

situación temporal relativa de la fecundación y de la meiosis varía asimismo en diferentes organismos. En los animales, la unión de los gametos produce la formación del cigoto. Sigue luego el desarrollo del embrión, y, finalmente, cuando el animal alcanza la madurez, se realiza la meiosis en sus glándulas sexuales, formándose inmediatamente los gametos. La meiosis de este tipo se llama meiosis gamética o terminal. En algunos vegetales inferiores, como son ciertos géneros de algas verdes, la fecundación que da lugar al cigoto es seguida por la meiosis de la célula cigótica en una fase muy temprana. Este tipo de meiosis recibe el nombre de meiosis cigótica, o inicial. En la mayoría de los vegetales superiores a las algas, la meiosis tiene lugar en los meiocitos formados dentro de esporangios. Puesto que en estos casos la meiosis se realiza más tarde en el transcurso del ciclo vital, transcurrido cierto tiempo después de la fecundación, y los productos de la meiosis son esporas con $1N$ que pueden crecer y desarrollarse, dando gametofitos haploides, la meiosis en estas plantas se designa como espórica o intermedia.

Comparación de la mitosis y la meiosis. Los procesos de la mitosis y de la meiosis se parecen en que cada uno de ellos presenta la profase, metafase y anafase características, con husos nucleares de división y un estadio final, o telofase, durante el cual tiene lugar la organización de nuevos núcleos. Sin embargo, la mitosis y la meiosis difieren en varios detalles. La mitosis se realiza en todos los tejidos meristemáticos (o en crecimiento), tanto somáticos como reproductores, mientras que la meiosis está restringida normalmente a las dos divisiones finales de los núcleos en los tejidos reproductores de los esporangios de los vegetales y en los ovarios y testículos de los animales. Otras diferencias entre ambos procesos resultan al comparar el comportamiento de los miembros de las parejas de cromosomas homólogos. Durante la mitosis, no sólo en las células haploides, o con $1N$, sino también en las diploides, o con $2N$, en las que ambos miembros de cada pareja de cromosomas homólogos está presente, cada uno de los cromosomas individuales se comporta independientemente. Cada cromosoma se hiende longitudinalmente, formando dos cromátidas que se separan, pasando a nuevos núcleos durante la división nuclear. En la mitosis no se realiza el apareamiento de cromosomas homólogos. Las sucesivas divisiones nucleares son independientes. En la mitosis, característicamente, una sola división nuclear sigue a cada escisión longitudinal (figs. 6-11, 6-12). Este tipo de división nuclear puede continuar a través de muchas generaciones sin que se modifique el número de cromosomas.

Durante la meiosis normal, que tiene lugar únicamente en los tejidos diploides (o poliploides), los miembros de las parejas de cromosomas homólogos actúan conjuntamente, apareándose antes de las divisiones nucleares. Este apareamiento va acompañado por una sola división longitudinal de cada cromosoma individual, resultando de ello la formación de un grupo de cuatro cromátidas, la tétrada cromosómica. Esta división longitudinal de los cromosomas, carac-

Escaneado con CamScanner

terística de la profase de la primera división meiótica, es la única que ocurre, no existiendo a lo largo del proceso ninguna nueva división cromosómica. Sin embargo, este proceso va seguido por dos divisiones nucleares completas, la primera y la segunda divisiones meióticas, en las cuales el comportamiento de los cromosomas en la segunda división depende estrechamente de las características de la primera. Es precisamente esta relación particular de una división longitudinal de los cromosomas seguida por dos divisiones nucleares completas, lo que hace posible la reducción en el número de cromosomas (fig. 13-2).

Los hechos de la herencia. En sus estudios, Mendel seleccionó plantas que presentasen características opuestas, tales como plantas altas y bajas, plantas con flores rojas y con flores blancas, plantas que producen semillas lisas en contraposición a otras que las producen rugosas. Su método de experimentación consistió en cruzar plantas que difiriesen únicamente por una pareja de estos caracteres contrapuestos, por ejemplo, plantas altas de semillas lisas cruzadas con plantas enanas de semillas rugosas.

El apareamiento artificial o «cruzamiento» en las plantas se realiza extirpando los estambres o anteras jóvenes de la flor que va a emplearse como progenitor femenino. Ello impide la autopolinización o «autofecundación». La flor se recubre a continuación con un capuchón para impedir la polinización natural. Más tarde, cuando el estigma está maduro o es receptivo, se coloca sobre el estigma de la planta femenina el polen del progenitor masculino seleccionado. Las semillas producidas por la planta femenina pueden dar lugar a plantas híbridas. Esta técnica se denomina hibridización.

La descendencia resultante del cruzamiento de las plantas padres, o P_1, se denomina ***generación*** F_1, o primera generación filial de híbridos. En estos híbridos se observa cómo frecuentemente uno solo de los caracteres opuestos de los padres aparece en los híbridos F_1; es decir, en un cruzamiento entre plantas de guisantes altas y enanas, todos los individuos de la F_1 resultaron plantas altas (fig. 13-3). Mendel denominó rasgo o carácter ***dominante*** al rasgo paterno que aparece en la generación F_1. Mientras que el rasgo paterno que no aparece en los híbridos de la F_1 lo llamó ***recesivo.*** Por consiguiente, en este caso la talla elevada es dominante sobre el enanismo en los guisantes.

Cuando se siembran las semillas producidas por los híbridos altos dominantes de la F_1, aparece la segunda generación filial de híbridos o ***generación*** F_2. Mendel observó un resultado muy interesante en esta generación de F_2. Descubrió la reaparición, en los híbridos de la F_2, de los dos caracteres de la generación paterna. En la generación F_2 aparecieron en efecto plantas altas y plantas bajas. Las plantas altas eran aparentemente exactamente iguales a las plantas altas originarias de la generación paterna y de la F_1. Las plantas enanas eran aparentemente iguales a las plantas enanas originarias de la generación paterna. No obstante, estas plantas altas y bajas, no aparecen en el mismo número. En cada generación F_2 estudiada habían tres veces más plantas altas dominantes que bajas

Escaneado con CamScanner

recesivas. Los totales de la F_2 hallados por Mendel fueron 787 plantas altas frente a 277 plantas enanas, es decir, 2,84 altas por cada 1 de baja, o aproximadamente una proporción de 3:1.

Mendel estudió la tercera generación filial de híbridos desarrollada a partir de semillas producidas en plantas F_2. Las semillas de las plantas de guisante enanas de la F_2 producían todas ellas plantas enanas; es decir, eran puras para el rasgo recesivo. Una tercera parte de las plantas de guisantes altas de la F_2 (o una cuarta parte de toda la población F_2) eran portadoras de semillas que producían plantas altas; es decir, eran puras para el carácter alto dominante. Las dos terceras partes de las plantas altas de guisante de la F_2 (o sea, la mitad de toda la población de F_2) mostraron que no eran puras para el carácter dominante ni para el recesivo. Las semillas de este grupo de plantas produjeron plantas altas y enanas en la producción de tres altas por una baja. Tal comportamiento indicaba que eran efectivamente iguales a los híbridos F_1 originales, en lo que

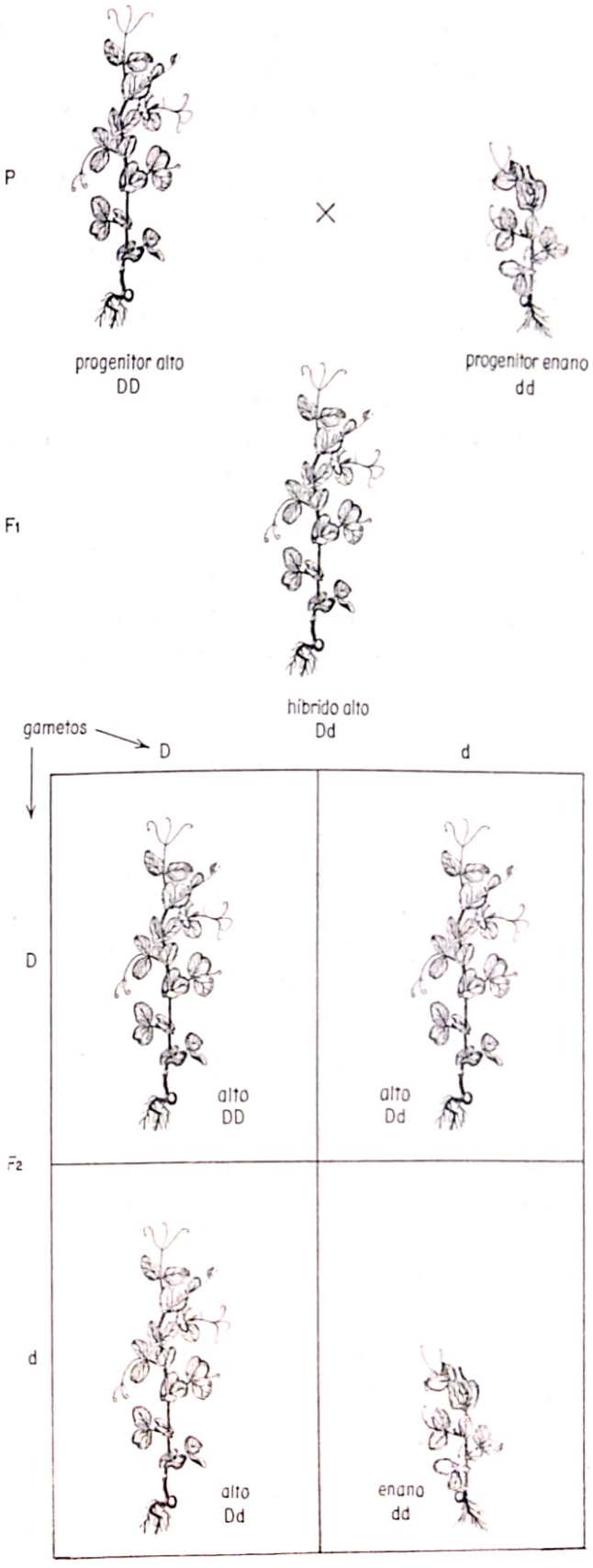


FIG. 13-3. Cruzamiento de plantas altas y enanas de guisantes; *arriba,* los progenitores alto y bajo, P_1; *centro,* primera generación híbrida integrada por individuos altos, F_1; *abajo,* las dos clases de individuos de la segunda generación, F_2, compuesta por plantas altas y plantas enanas, en la proporción de 3 altas por cada 1 enana.

a su descendencia se refiere puesto que los híbridos F_1 originales daban asimismo una descendencia en la que la proporción de altas y bajas era de 3:1.

La base física de la herencia. Mendel creía que debía existir cierta substancia material en el plasma germinal o gametos, relacionada de algún modo con el desarrollo de cada uno de los rasgos somáticos por él estudiados. La reputación de Mendel como uno de los grandes biólogos de los tiempos modernos radica en que formuló una teoría del comportamiento de los factores hereditarios. Esta teoría está de acuerdo no sólo con los fenómenos observados en los cruzamientos, sino también con los hechos recientemente descubiertos acerca del comportamiento de los cromosomas en las células reproductoras.

La presentación en 1900 del trabajo original de Mendel estimuló un interés reavivado por el estudio de la herencia y condujo directamente al establecimiento, en este campo, del método experimental.

El estudio sistemático de los problemas de la herencia por métodos experimentales, que ha estado en boga desde entonces, combinado con un cuidadoso estudio de las células de los tractos germinales de los vegetales y de los animales en el momento de la reproducción, ha hecho posible la expansión de la teoría original formulada por Mendel en una de las más importantes generalizaciones de la ciencia biológica.

El rasgo más importante de esta generalización es la concepción de que los factores determinantes de los caracteres hereditarios están asociados con los cromosomas de cada una de las células. Puesto que estos factores hereditarios están inseparablemente asociados con los cromosomas, siguen a éstos a través de todas las divisiones celulares de los procesos de maduración que conducen a la formación de esporas en los vegetales y a la de gametos en los animales. La unión de los gametos en la fecundación conduce a los cromosomas de cada progenitor, con sus factores hereditarios asociados, al huevo fecundado (cigoto), que se desarrollará dando lugar a un nuevo individuo de una nueva generación. De esta manera los factores hereditarios pasan de una a otra generación. El comportamiento de los cromosomas, especialmente durante la meiosis y la fecundación, constituye la base física del comportamiento de los factores que determinan o influyen el desarrollo de los caracteres hereditarios (fig. 13-3). Esta concepción de las relaciones de los factores hereditarios con los cromosomas se conoce como la teoría cromosómica de la herencia, que actualmente goza de amplia aceptación por considerarse que ofrece la explicación más plausible a los hechos comprobados de la herencia.

En esta teoría se admite que la unidad hereditaria o substancia material más estrechamente relacionada con el desarrollo de un carácter, está localizada en los cromosomas. Este material se denomina determinante, factor hereditario o ***gen.*** Los genes se presentan en parejas. El término de ***alelos*** con que se les designa, subraya el apareamiento de los genes. Cada gene es el alelo de otro, y los dos genes constituyen un par de alelos. Puesto que los genes están localiza-

Escaneado con CamScanner

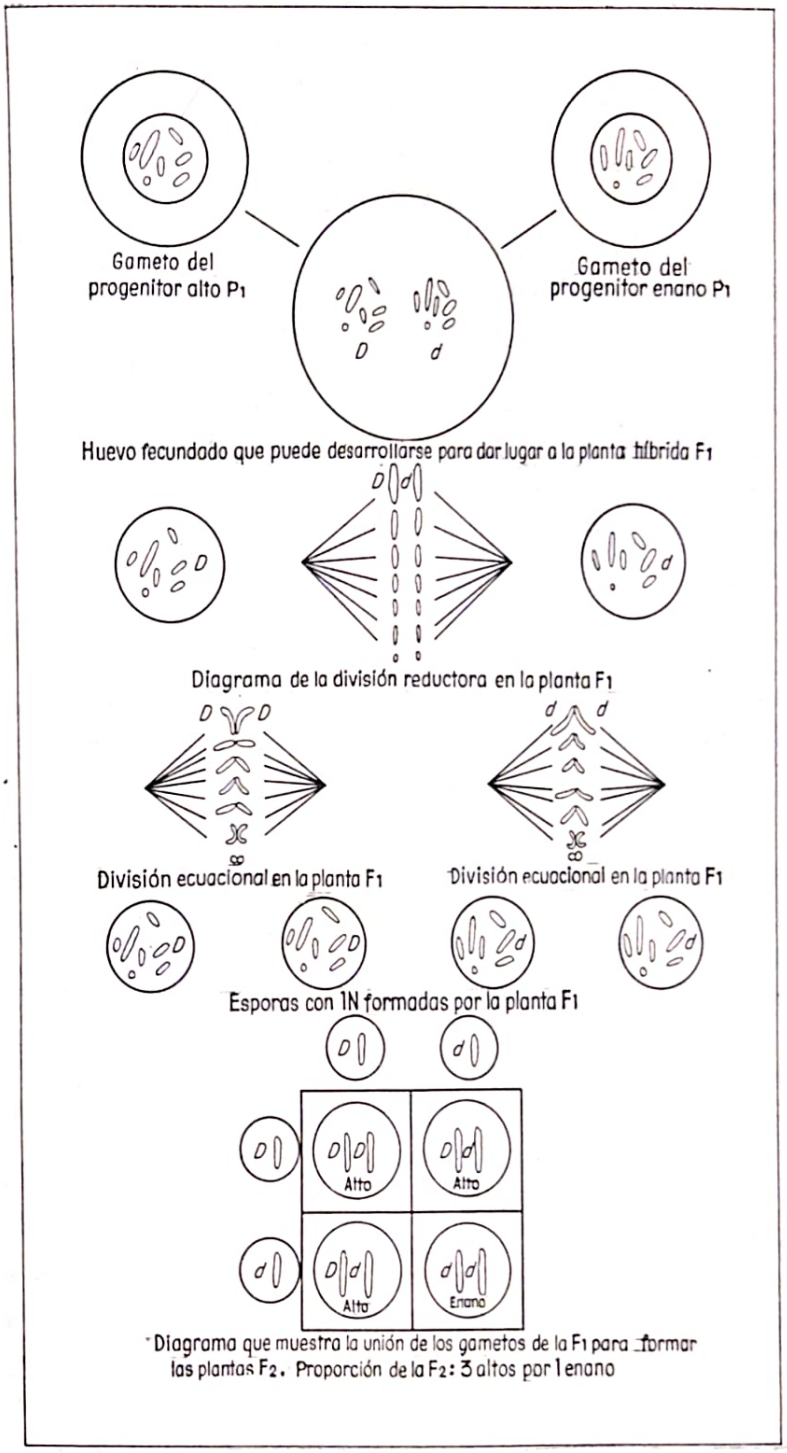


FIG. 13-4. Diagrama representativo de la relación de los genes con los cromosomas y su comportamiento en la herencia; *arriba*, gametos paternos, P_1, que se unen para formar el huevo fecundado que dará lugar a la primera generación híbrida, F_1; *centro*, las dos divisiones de maduración en los híbridos F_1 durante la cual se separan los cromosomas homólogos portadores de los genes *D* y *d* (segregación) formándose finalmente las esporas; éstas originan a los gametofitos y finalmente a los gametos; *abajo*, recombinación de los genes como resultado de la autofecundación en la primera generación híbrida, F_1; el tablero de ajedrez muestra las cuatro clases de la progenie de F_2; *D* gen que condiciona el carácter alto, y *d*, el enano.

Escaneado con CamScanner

dos en los cromosomas, su paso de una generación a otra depende del paso de los cromosomas por medio de los gametos de una generación a la siguiente.

En otras partes de este capítulo se ha indicado que la meiosis es responsable de la reducción del número de cromosomas característica del estado diploide o $2N$, al estado haploide o $1N$. En el momento de la reproducción, tanto de los vegetales como de los animales, cada gameto posee el número haploide ($1N$) de cromosomas (fig. 13-4). Esta colección de cromosomas se denomina «lote», del que existe uno en el huevo y otro en las células espermáticas. Puesto que ambas células reproductoras derivan de los dos progenitores, se designan, respectivamente, como lote femenino y lote masculino. Cuando tiene lugar la fecundación, o unión de la célula espermática con el huevo, el cigoto resultante recibe dos lotes de cromosomas, uno masculino y otro femenino, con lo que dicho cigoto tiene el número diploide ($2N$) característico de la especie.

En cada una de las células de la planta del guisante, el número $2N$ equivale a 14 cromosomas. Cuando se realiza la maduración en los microsporocitos o células madres de las microsporas de las anteras y en los macrosporocitos o células madres de las macrosporas en los óvulos de una planta de guisante, tienen lugar las divisiones meióticas, a consecuencia de las cuales el número de cromosomas se reduce, pasando del número diploide $2N$, en este caso 14, al haploide $1N$, en este caso 7. Las microsporas se forman en la antera a partir de los microsporocitos, y las macrosporas, en el óvulo, a partir de los macrosporocitos, cada una de ellas con el número haploide de 7 cromosomas. Las microsporas desarrollan los tubos polínicos, cada uno de los cuales contiene dos células espermáticas o gametos masculinos, que constituyen los gametofitos masculinos, con el número haploide de 7 cromosomas. Análogamente, una macrospora en cada óvulo desarrolla un gametofito femenino, cuyas células contienen el número haploide de cromosomas. Una célula de este gametofito femenino es el huevo o gameto femenino, que también posee 7 cromosomas.

Cuando se forman los gametos de la planta alta de guisante, tienen 7 cromosomas, uno de los cuales lleva un gene que determina talla alta. Análogamente, cuando se forman los gametos de la planta enana, tienen también 7 cromosomas, uno de los cuales es portador de un gen para el enanismo. Cuando se verifica el cruzamiento entre la planta alta y la planta enana, los gametos de la alta se fusionan con los de la baja. Este proceso se denomina fecundación y la célula resultante de la fusión recibe el nombre de cigoto.

En los guisantes pueden formarse varios cigotos como resultado de cada cruzamiento, según queda indicado por la presencia de varios guisantes en la misma vaina (fig. 13-5). Cada cigoto se desarrolla produciendo un embrión, el embrión da lugar a la plántula y ésta a la planta adulta, la cual, al alcanzar la madurez, produce flores, polen, óvulos y gametos. Cada gameto es portador de un lote de 7 cromosomas, el huevo, un lote de 7 cromosomas, y la célula espermática, un lote de 7. No solamente estos lotes cromosómicos son iguales

Escaneado con CamScanner

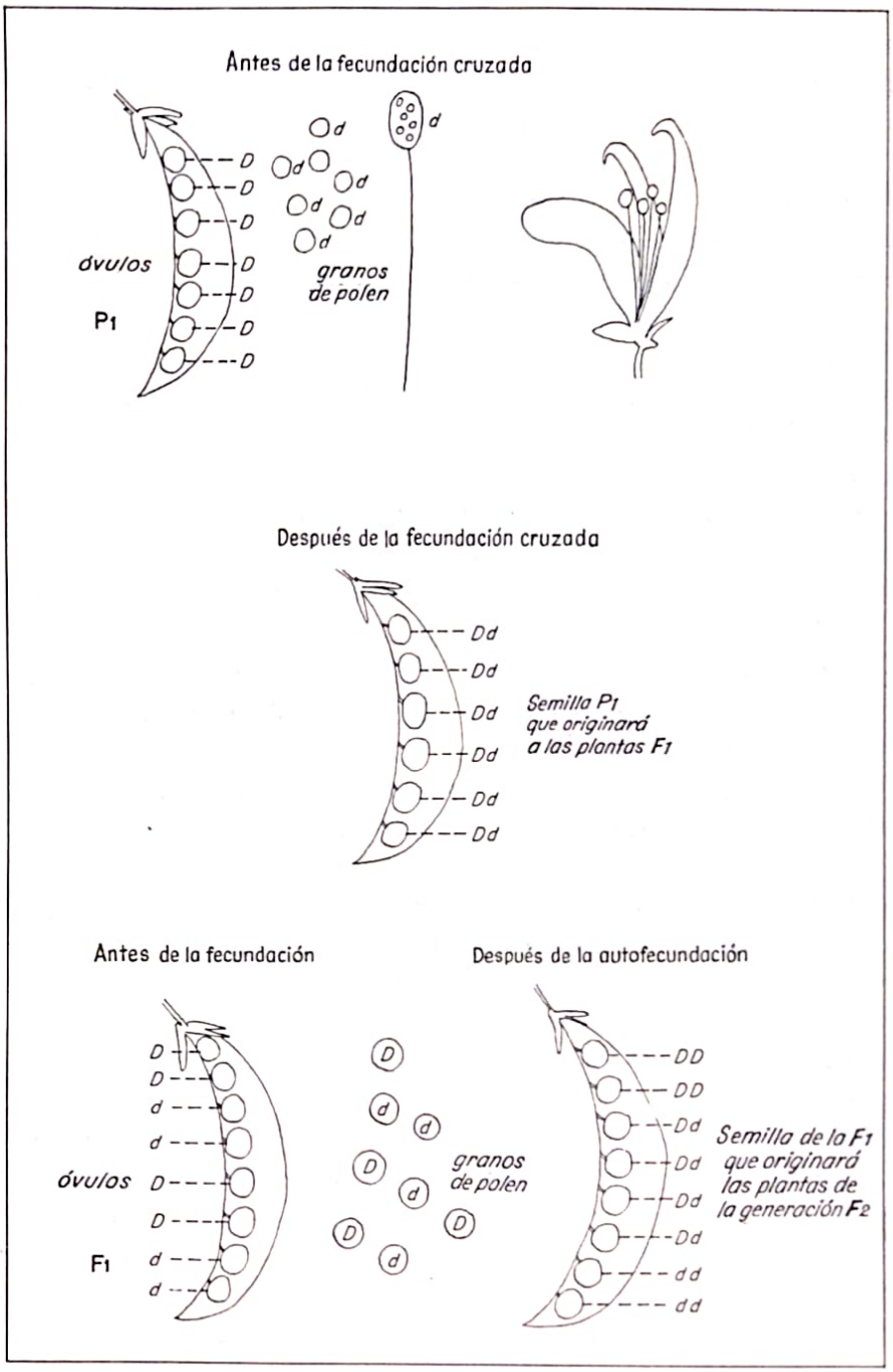


FIG. 13-5. Diagrama representativo de las generaciones P_1, F_1 y F_2, en el guisante; *arriba*, flor, estambre, granos de polen y óvulos de las plantas progenitoras antes de la fecundación; genes *D*, alto, y *d*, enano; *centro*, vaina del guisante del progenitor femenino después de la fecundación. Cada óvulo contiene un embrión con los dos genes *D* y *d*. Estos embriones al desarrollarse darán lugar a los híbridos de la F_1. *Abajo a la izquierda*, óvulos en la vaina de la planta F_1. Cada óvulo posee un gen *D*, o *d*, pero nunca ambos a la vez. Análogamente, los granos de polen contienen el gen *D* o el *d*. *Abajo a la derecha*, estadio más avanzado, óvulos en la vaina de la planta F_1 después de la fecundación. Como resultado de la recombinación, las semillas contienen los genes *DD*, *Dd* o *dd*. Los embriones en las semillas producirán la F_2, con la proporción de tres plantas altas por cada planta enana.

Escaneado con CamScanner

en número, sino que, cada uno de ellos, tiene su pareja en el lote del gameto de sexo opuesto (fig. 13-4); es decir, cada cromosoma del lote de 7 en el huevo tiene una pareja correspondiente en el lote de 7 de las células espermáticas. Estas parejas de cromosomas se denominan parejas de cromosomas homólogos o ***parejas sinápticas.*** Los dos miembros de una pareja de cromosomas homólogos son generalmente iguales en forma y tamaño y, lo que es más importante genéticamente, son portadores de genes alelomórficos, que determinan o ***condicionan*** el mismo carácter o caracteres opuestos. Por consiguiente, en la planta de guisante existe una pareja de cromosomas o pareja sináptica que lleva los genes que condicionan el carácter tamaño, altura o enanismo. En el guisante, cada miembro de la pareja de cromosomas homólogos puede llevar el gen que determina talla alta, o ambos pueden llevar el gen que denomina enanismo o, como ocurre en el híbrido, un miembro de la pareja puede ser portador del gen para la talla alta y el otro del gen para el enanismo.

Cuando se desee la hibridización entre dos estirpes, o variedades, animales o vegetales, ello se logra mediante el cruzamiento de individuos representativos. Estos individuos son los progenitores (P_1) del híbrido (F_1). Los gametos de los padres llevan genes, en algunos cromosomas, responsables del carácter híbrido de la descendencia. En el cruzamiento de las plantas de guisante altas con otras enanas, un factor para el enanismo, representado por *d*, está localizado, por ejemplo, en uno de los cromosomas de los gametos masculinos de la planta enana.

Al formarse el tubo polínico, y finalmente los gametos (células espermáticas), este factor *d* pasa junto con el cromosoma. Análogamente, en los óvulos, las macrosporas contienen un cromosoma portador del factor *D* para la talla alta. Al desarrollarse finalmente una de las macrosporas, dando lugar al macrogametofito que contiene un huevo o gameto femenino, este factor pasa al gameto junto con el cromosoma en el que se halla situado.

Los cromosomas portadores de estos dos factores *D* y *d* son los dos miembros de una pareja de cromosomas homólogos. La unión del lote masculino de 7 cromosomas con el femenino, también de 7, determina el cigoto con 14 cromosomas. El gen para talla alta *D* y el gen para el enanismo *d* se hallan, por consiguiente, presentes ambos en el núcleo del cigoto. Este cigoto, por medio de la división celular mitótica y el crecimiento, se desarrolla formando un embrión dentro de la semilla. Al plantar la semilla, el embrión se desarrolla primeramente formando una plántula y finalmente una planta ***híbrida*** adulta, con la combinación genética *Dd*. Las plantas resultantes de la hibridización de dos progenitores que difieren por la altura, son todas altas, asemejándose en este aspecto al progenitor alto. El gen para el carácter alto *D* es ***dominante*** sobre el que condiciona el enanismo *d*, que es ***recesivo.*** Ambos genes, *D* y *d*, se hallan presentes en cada una de las células del híbrido de la F_1, pero el gen para el enanismo no se manifiesta en la planta híbrida F_1.

Escaneado con CamScanner

No sólo el número de cromosomas queda reducido a la mitad durante la meiosis, sino que en todas las divisiones meióticas normales los dos miembros de cada uno de los siete pares de cromosomas homólogos, o pares sinápticos, se separan uno de otro, pasando a los polos opuestos del huso de división y, finalmente, a diferentes macrosporas y microsporas, de las que pasan, por último, a diferentes gametos. Puesto que los dos genes *D* y *d* para la talla alta y para el enanismo, respectivamente, son transportados en diferentes miembros de una pareja de cromosomas homólogos, también ellos se separan durante la meiosis. La separación de los genes *D* y *d*, denominada ***segregación de los genes alelomorfos,*** es la base de la ***primera ley de la herencia de Mendel.*** Esta separación es de la mayor importancia, puesto que asegura que estos genes, derivados de diferentes progenitores y asociados en el híbrido F_1, son finalmente separados pasando a formar parte de diferentes gametos. Aunque ambos genes *D* y *d* han permanecido asociados durante toda la vida de la planta híbrida F_1, se separan en el transcurso de la meiosis. Esta separación es completa sin ningún género de contaminación de un gen por el otro. Después de esta asociación, el gen *D* es todavía tan puro para originar talla alta como lo era cuando estaba en el progenitor alto puro. Análogamente, el gen *d*, que condiciona el enanismo, permanece puro e incontaminado por el gen *D*.

La planta del guisante presenta la denominada ***autopolinización;*** es decir, el polen de las anteras de una flor puede caer sobre el estigma de la misma flor. A continuación tiene lugar el desarrollo del tubo polínico, la producción de los gametos y por último la ***autofecundación.*** En la planta híbrida de la F_1 puede ocurrir la autofecundación. En ella se producen dos clases de huevos, es decir, los portadores del gen para la talla alta *D*, y los que tienen el gen para el enanismo *d*. De la misma manera existen dos clases de células espermáticas, las portadoras del gen *D*, y las que tienen el gen *d*. Al producirse la fecundación, las dos clases de gametos femeninos se unen al azar con las dos clases de gametos masculinos. A consecuencia de ello, la mitad de los huevos portadores del gen *D* pueden ser fencundados por gametos masculinos portadores de un gen *d* y, análogamente, los huevos portadores del gen *d*, pueden ser fecundados por gametos masculinos, una mitad de los cuales tendrá el gen *D*. Los cigotos resultantes de estos cruzamientos podrán tener, por consiguiente, las siguientes ***recombinaciones*** de los genes *D* y *d* : *DD*, *Dd*, *dD* y *dd*. Estos cigotos se desarrollan dando lugar a embriones, plántulas y finalmente plantas adultas constituyendo la segunda generación de híbridos, la F_2.

Puesto que el gen para la talla alta *D* domina por completo sobre el gen *d* para el enanismo, todas las plantas que reciben los dos genes *DD* o la combinación *Dd* serán altas. Las plantas que reciben los dos genes para el enanismo serán bajas puesto que no presentan genes dominantes para contrarrestar los efectos de los genes recesivos. En la generación F_2 habrán, por consiguiente, plantas altas semejantes al progenitor alto P_1 y plantas enanas semejantes al progenitor enano

Escaneado con CamScanner

FIG. 13-6. Las plantas altas y enanas de la generación F_2 se segregan del cruzamiento de plantas de guisante que difieren por su altura. Las plantas están sostenidas en posición vertical mediante ramas muertas de árbol, lo que permite apreciar las diferencias en el tamaño. *(Fotografías de cultivos del Dr. E. M. East, cortesía del Dr. Orland E. White.)*

P_1. Ambas clases de plantas no son numéricamente iguales, sino que se presentan en la proporción de tres plantas altas por una baja (3 altas: 1 enana).

Después de Mendel, nuevas investigaciones acerca del tamaño y de otras características de las plantas de guisantes han demostrado que existen variedades verdaderamente altas, otras realmente bajas y otras intermedias, cuya altura puede diferir bastante en las diferentes variedades. Se ha demostrado que, en los guisantes, la altura depende principalmente de los rasgos estructurales heredados: 1) el número de entrenudos, y 2) las longitudes, largas y cortas, de los entrenudos. Las variedades muy altas tienen numerosos entrenudos largos mientras que las enanas presentan pocos entrenudos y aún cortos, mientras que las de altura intermedia presentan un número también intermedio, pero variable, de entrenudos de longitud mediana, oscilando su longitud de unas variedades a otras.

Escaneado con CamScanner

El doctor Orland E. White estudió la herencia en un número aproximado de 250 variedades de guisantes con cerca de 75 características diferentes. Estimó que por lo menos cinco pares de genes alelomorfos, en interacción con el ambiente, regulaban el desarrollo en altura del guisante. Opinó que los investigadores de la altura de los guisantes, incluyendo a Mendel, estudiaron la longitud de los entrenudos. Las plantas con entrenudos cortos eran consideradas generalmente como enanas, y las que tenían entrenudos largos, como altas en la mayoría de los casos, independientemente del número de entrenudos que tuviesen. Los cruzamientos entre estas plantas semienanas pueden presentar proporciones de 3 : 1 (fig. 13-6). White pensó que probablemente el cruzamiento realizado por Mendel fue entre una planta semienana de entrenudo largo, considerada como alta, y otra también semienana de entrenudo corto, considerada como enana. Este cruzamiento proporcionó una generación F_2 con la proporción de 3 plantas semienanas con entrenudos largos por cada planta semienana con entrenudos cortos. Mendel interpretó este resultado como una diferencia 3:1 en la altura.

Proporciones del monohibridismo en otros caracteres. Las plantas de guisantes de semilla lisa en contraste con otras de semilla rugosa tienen unidades hereditarias, o genes, que determinan el carácter liso (fig. 13-7). Estos genes pueden designarse por *LL*, donde *L* indica el carácter liso. Los genes alelomorfos que determinan el carácter rugoso pueden indicarse por *ll*. Las semillas de los guisantes además de la forma difieren por el color, existiendo semillas de color amarillo, dominante y otras de color verde, recesivo. Los genes alelomorfos que determinan estos caracteres opuestos son *A*-*a*, donde *A* determina el color amarillo y *a* el color verde.

Siguiendo la hibridización de dos plantas de guisantes, una con semillas lisas dominante *LL* y la otra con semillas rugosas *ll* recesiva, la planta femenina P_1 produce vainas todas ellas con semillas

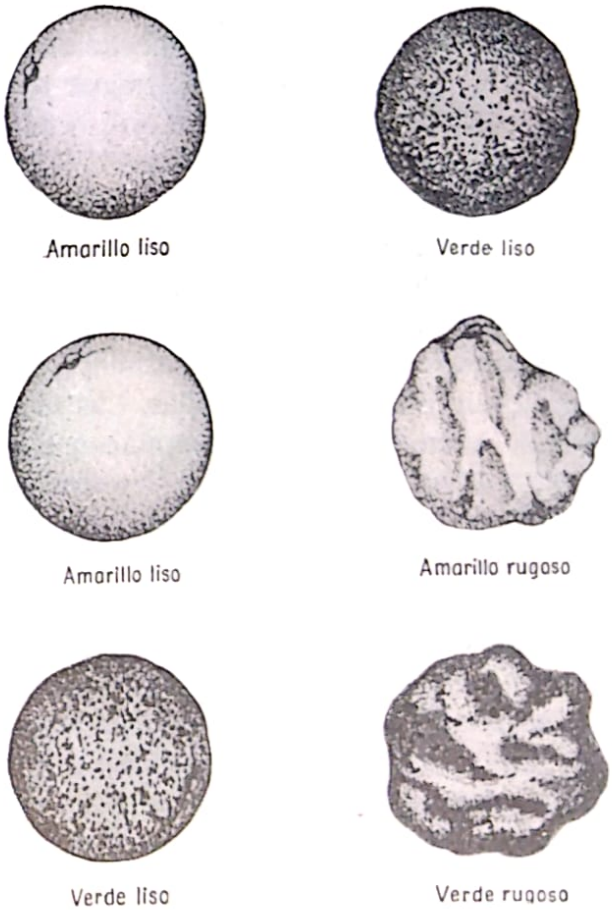


FIG. 13-7. Algunos caracteres de los guisantes. Para los estudios sobre la herencia se han efectuado experimentos con estas y otras características de los guisantes.

Escaneado con CamScanner

lisas cuyos embriones heterocigotes F_1 son *Ll* (fig. 13-8). La autofecundación de las plantas F_1 procedentes de estas semillas da lugar a vainas con semillas lisas y rugosas, frecuentemente con ambos tipos en la misma vaina. En estas semillas los embriones son *LL*, *Ll* y *ll* en la proporción de 1:2:1. Debido a la dominancia completa de *L* sobre *l* existirán tres semillas lisas, 1 *LL* y 2 *Ll*, por cada una rugosa *ll*. Además, puesto que las características son rasgos de los embriones, o cubiertas seminales, la hibridización entre variedades de guisantes con semillas amarillas, dominante *AA*, y verdes, recesivas *aa*, produce tres semillas amarillas por cada una rugosa en las vainas producidas por la autofecundación de las plantas *Aa* de la F_1.

Proporciones del dihibridismo. Las combinaciones de dos rasgos heredados más o menos independientemente pueden darse en un mismo organismo como, por ejemplo, talla alta o enanismo, combinados con la forma o el color de las semillas. Las plantas altas pueden tener semillas lisas o rugosas, que pueden ser, además, amarillas o verdes. Análogamente las semillas producidas por las plantas de guisantes enanas pueden ser amarillas y lisas, verdes y lisas, amarillas y rugosas, o verdes y rugosas, dependiendo de los factores hereditarios o genes.

Mendel, interesado en determinar si dos parejas de caracteres diferentes se heredaban independientemente, cruzó una planta de guisante con semillas amarillas y lisas, dominantes *AALL*, con otra productora de semillas verdes y rugosas, recesivas, *aall*. Siguiendo esta hibridización, todas las semillas producidas por la planta femenina presentaron las características dominantes, siendo todas ellas amarillas y lisas. Los embriones contenidos en dichas semillas eran heterocigotos *AaLl*, para ambas parejas de genes, por lo que fueron denominados ***dihíbridos.***

Cuando se plantaron estas semillas, sus embriones F_1 originaron plantas adultas F_1 que produjeron semillas. Las semillas originadas por las plantas F_1 contenían embriones F_2 y representaban la generación F_2 con diversas recombinaciones de formas y colores en las semillas. Mendel encontró que las plantas F_1 «originaban cuatro clases de semillas, que frecuentemente aparecían reunidas en una sola vaina». En un total de 556 semillas, se encontraron 315 amarillas lisas, 101 amarillas rugosas, 108 verdes rugosas y 32 verdes rugosas. La proporción aproximada era pues de 9 : 3 : 3 : 1.

Al tratar de explicar la aparición de la anterior proporción en la F_2 entre los caracteres, que se halla cuando se cruzan progenitores que difieren en dos parejas de características, es esencial considerar la relación de los genes con los cromosomas. Esta relación es tal que el gen *L* está localizado en un cromosoma determinado y el gen *l* en el otro miembro de esta pareja de cromosomas homólogos. Análogamente, *A* y *a* están localizados en los dos miembros de otra pareja distinta de cromosomas homólogos. Durante la meiosis, los dos miembros de una pareja de cromosomas homólogos o pares sinápticos, se separan uno de otro; es decir, el cromosoma portador del gen *L* se separa del cromosoma que lleva el gen *l*. Al propio tiempo, la separación de los cromosomas homólogos se realiza en los seis

Escaneado con CamScanner

pares de cromosomas restantes, incluyendo la pareja portadora de los genes *A* y *a*. El cromosoma portador del gen *A* se separa del portador del gen *a*. Este comportamiento cromosómico determina la segregación simultánea de las dos parejas de genes *L-l* y *A-a*. Puesto que no existe ninguna relación entre las dos parejas de los pares sinápticos, o parejas de cromosomas homólogos, la segregación acompañante se denomina ***segregación independiente*** de dos (o más) parejas de genes.

Para hacerse bien cargo de la distribución independiente de los genes, es esencial imaginar mentalmente el comportamiento real de los cromosomas. En las núcleos de los diversos microsporocitos y macrosporocitos en los siete pares de cromosomas homólogos (en el caso del guisante), cada cromosoma se separa de su homólogo. Esta separación es simultánea; todos los cromosomas se separan al mismo tiempo durante la meiosis. Un miembro de cada pareja de cromosomas homólogos se dirige a cada uno de los polos del huso de división. Puesto que no existe relación o atracción entre estos cromosomas, la separación de cada uno de los diferentes pares de cromosomas homólogos es absolutamente independiente de todos los demás. Por consiguiente, la segregación de los genes es también independiente. Esta separación independiente de los cromosomas homólogos conduce a la ***libre distribución, o distribución al azar*** de los genes en las microsporas y macrosporas resultantes y, por último, desde luego, en los gametos producidos por la planta híbrida F_1.

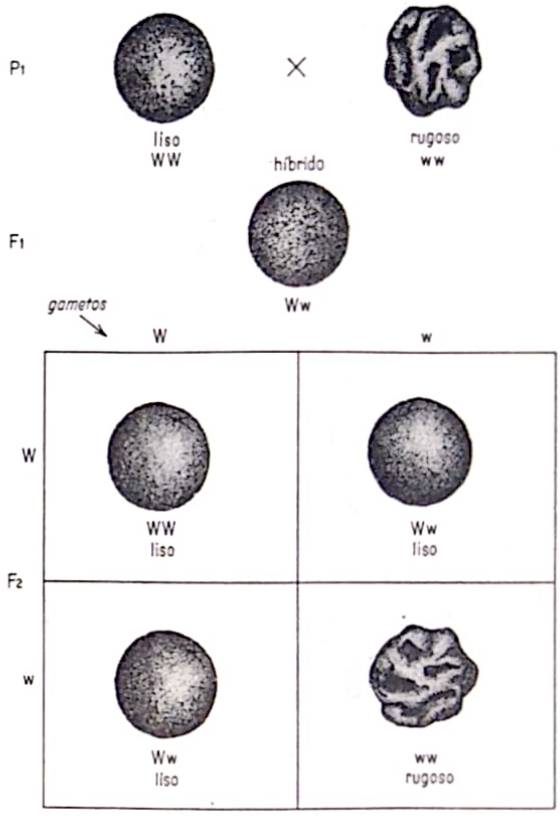


FIG. 13-8. Herencia de los caracteres liso y rugoso de los guisantes; *arriba*, progenitores lisos y rugosos, P_1; *centro*, híbridos lisos de la primera generación filial F_1; *abajo*, las dos clases de la segunda generación filial, F_2, compuesta por tres semillas lisas por cada semilla rugosa.

La distribución libre o al azar de los genes se realiza efectivamente de la siguiente manera (fig. 13-9). El cromosoma portador del gen *l* y el cromosoma portador del gen *A* pueden dirigirse al mismo polo del huso de división, yendo en este caso sus respectivos homólogos, portadores de los genes *l* y *a*, respectivamente, al polo opuesto. Por consiguiente, este comportamiento significa, que finalmente *L* y *A* irán a parar al mismo gameto, y *l* y *a* estarán juntos en otro

gameto. Puesto que no existe atracción entre estos cromosomas, existe igual probabilidad de que el cromosoma portador del gen *L* y el cromosoma portador del gen *a* puedan ir a parar al mismo polo del huso de división, y que los cromosomas portadores de los genes *l* y *A* vayan a parar al polo opuesto. Esta posibilidad de distribución al azar de los cromosomas entre los polos del huso de división es la

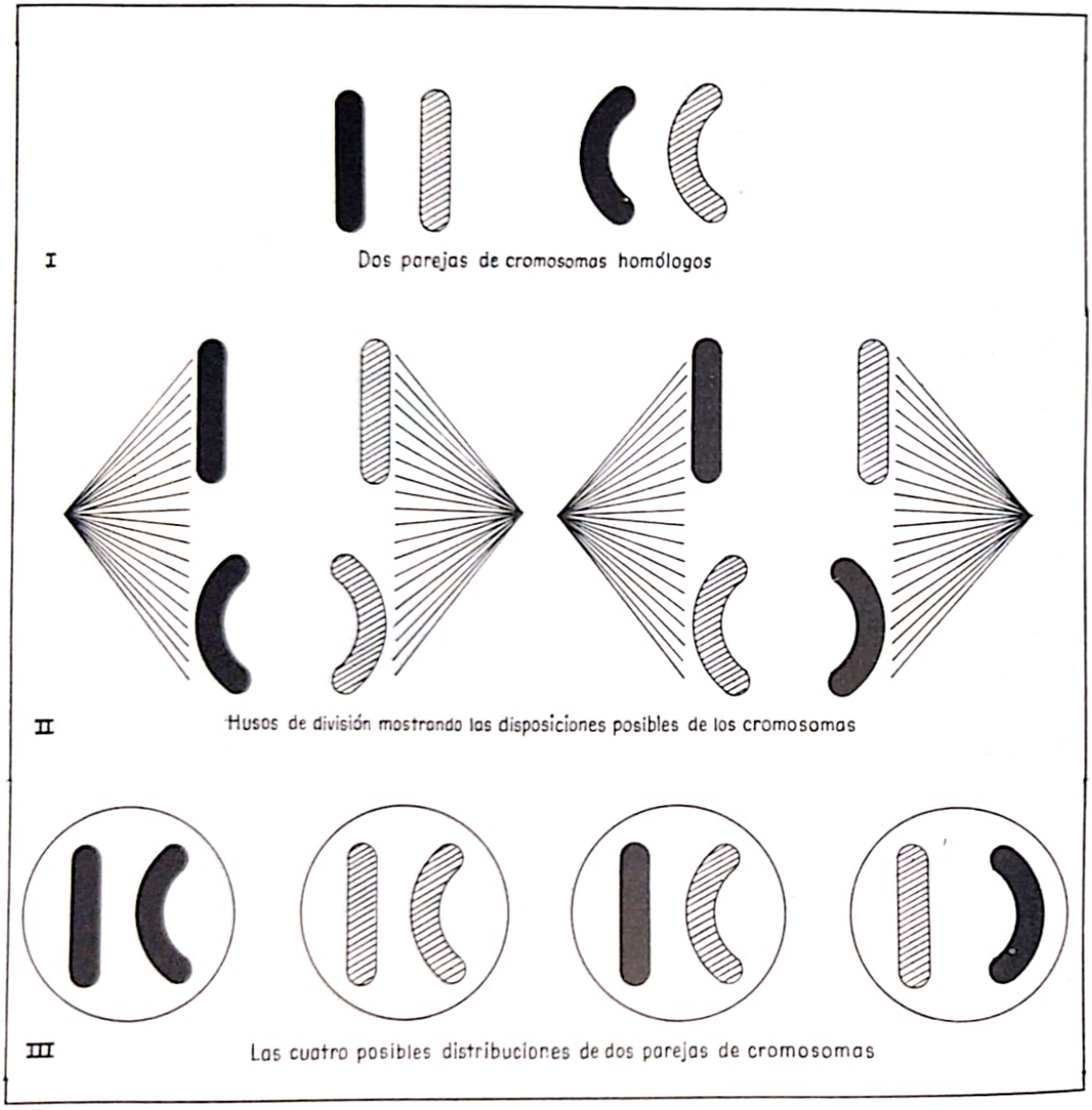


FIG. 13-9. Diagrama mostrando los cromosomas durante la meiosis. La separación independiente de los miembros de dos parejas de cromosomas homólogos constituye la base física de la ley de Mendel de la segregación independiente y distribución de los genes. I, los cromosomas en el núcleo de cualquier organismo; II, las posibilidades de disposición de los cromosomas en los husos de división durante la división de maduración (meiótica); III, posibles distribuciones de los cromosomas resultantes de las divisiones que tienen lugar en II.

Escaneado con CamScanner

causa de la libre distribución o distribución de los genes en las microsporas y macrosporas. Finalmente, los gametos con las combinaciones génicas *LA*, *La*, *lA* y *la* se producen en igual número. La producción de cuatro clases de gametos (en lo que se refiere a los genes en ellos contenidos) es denominada la libre asociación o asociación al azar de los genes. La asociación independientemente de los genes, basada en la separación independiente de dos o más parejas de cromosomas homólogos, es la ***segunda ley de la herencia de Mendel.***

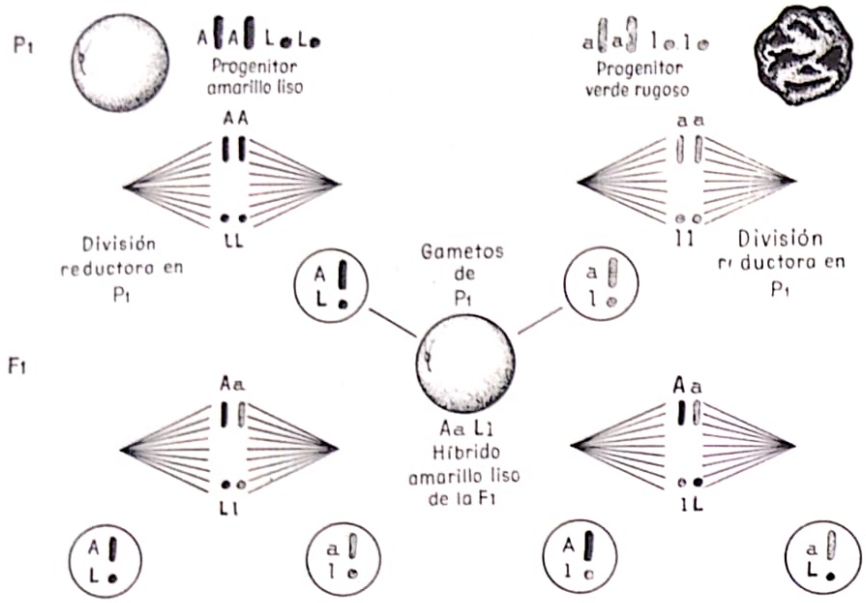
La reproducción de una planta F_1, que es híbrida para dos parejas de caracteres como son las semillas lisas-rugosas y las semillas amarillas-verdes, anteriormente descritas, se realiza cuando los gametos femeninos o huevos, que en números iguales contienen combinaciones génicas de *LA*, *La*, *lA* y *la*, son fecundados por células espermáticas que, en número igual contienen las mismas combinaciones génicas, *LA*, *La*, *lA* y *la* (fig. 13-10). Existe igual probabilidad para la unión de cualquiera de las cuatro clases de células espermáticas con cualquiera de las cuatro clases de huevos. Las recombinaciones génicas resultantes producirán una generación híbrida F_2 formada por cuatro clases de descendientes, o sea, plantas productoras de semillas lisas y amarillas lisas y verdes, rugosas y amarillas y rugosas y verdes. Aunque existen cuatro clases de plantas F_2, estas clases no son numéricamente iguales. Existen 9 *LA* (amarillas y lisas), 3 *La* (lisas y verdes), 3 *lA* (rugosas y amarillas) y 3 *la* (rugosas y verdes). Esta proporción de la F_2 es debida a las recombinaciones de los genes cuando los gametos de la F_1 se unen en la fecundación para producir la generación F_2.

Dominancia incompleta de los genes. Desde los tiempos de Mendel, otros investigadores han descubierto que los genes no siempre presentan dominancia o recesividad completas, como las manifestadas en el caso de la talla elevada y del enanismo en el guisante. Los genes determinantes o que condicionan muchas características son sólo parcial, o incompletamente, dominantes. Tal ocurre en el caso de muchas flores de colores vistosos como el dondiego de noche de flores rojas.

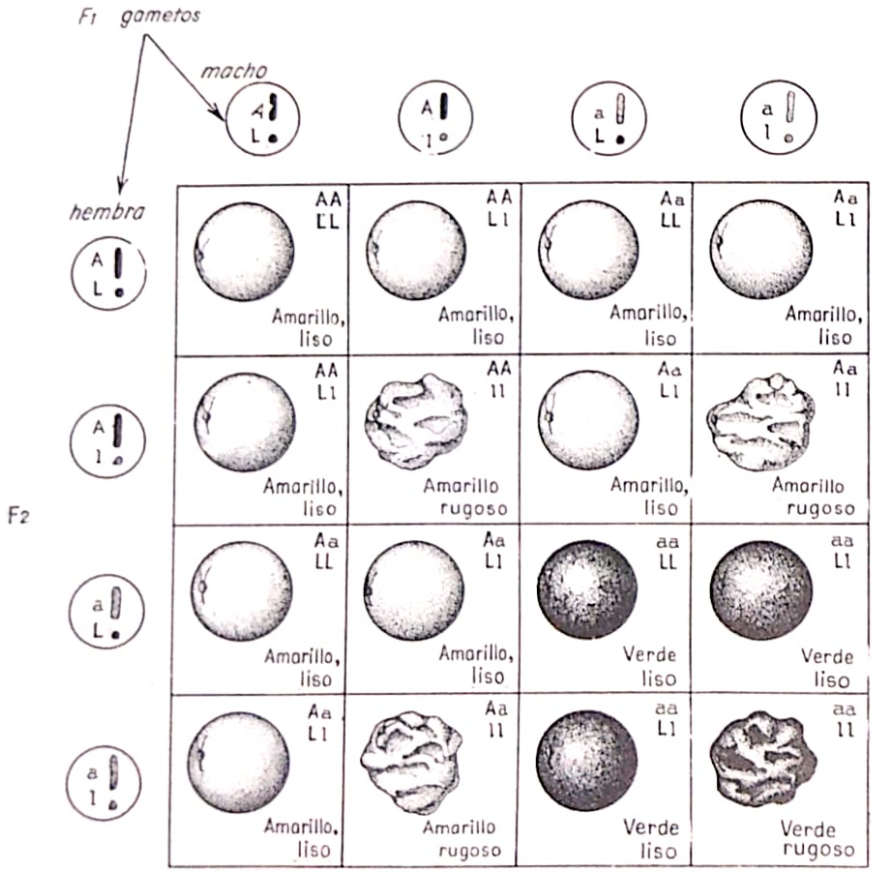
Cuando plantas como el dondiego de flores rojas, se cruzan con plantas de flores blancas, las plantas de la generación híbrida F_1 presentan flores de color rosado intermedio. En la generación F_2, la proporción es de 1 : 2 : 1, es decir, una planta con flores rojas, dos plantas con flores rosadas y una planta con flores blancas. Las plantas con flores rojas o blancas continúan dando flores de igual color en ulteriores generaciones, mientras que las plantas con flores rosadas, por ser híbridas, seguirán segregando en las generaciones posteriores y dando plantas de flores rojas, rosadas y blancas en la proporción de 1 : 2 : 1.

Estos casos de ***dominancia incompleta***, muy numerosos, son debidos a la acción de los genes. Ni el gen *r* que condiciona las flores de color blanco, ni el *R* que las produce rojas, es completamente dominante o completamente recesivo cuando se encuentran en combinación heterocigótica *Rr* en la generación F_1. Ambos genes parecen actuar juntos dando flores rosadas. La segregación de los

Escaneado con CamScanner



Cuatro distribuciones posibles de genes



Recombinaciones posibles de genes

FIG. 13-10. Diagrama mostrando la herencia simultánea de dos pares de caracteres opuestos de los guisantes, amarillo y liso y verde rugoso. *Arriba,* las dos parejas de cromosomas homólogos con genes alelomorfos, *A-a* y *L-l*; husos de división mostrando la separación de los cromosomas homólogos y de los genes asociados; unión de los gametos paternos para formar los híbridos F_1 productores de guisantes amarillos lisos; los husos de división muestran las diferentes posibilidades de disposición de los cromosomas que determinan la distribución independiente de los genes en las cuatro clases de esporas finalmente producidas; *abajo,* unión de las cuatro clases de gametos masculinos y femeninos durante la fecundación; el tablero de ajedrez muestra las 16 recombinaciones posibles de *A-a* y *L-l* en la generación F_2; se originan cuatro clases de progenie en F_2, en la proporción de 9 amarillos lisos, 3 amarillos rugosos, 3 verdes lisos y 1 verde rugoso; hay, pues, 12 amarillos por 4 verdes y 12 lisos por 4 rugosos; cada pareja de caracteres muestra por consiguiente la proporción típica del monohibridismo 3 : 1.

Escaneado con CamScanner

genes durante la meiosis tiene lugar de la manera normal separándose *R* de *r*. La recombinación en el momento de la fecundación determina la formación de un cigoto *RR* que en la madurez produce flores rojas, de dos cigotos *Rr* que originarán flores rosadas, y de un cigoto *rr* que producirá flores blancas.

Otras acciones de los genes en el desarrollo de los caracteres. Además de la relación alélica de dominancia y recesividad, que puede ser completa o incompleta, los genes pueden mostrar otras acciones. Aunque generalmente esté caracterizado por la determinación de algún rasgo muy importante, un gen determinado puede influenciar el desarrollo de más de un carácter. Como ejemplo, ciertos genes pueden determinar el desarrollo del color en la flor o en la semilla influir en la producción de color en otras partes del vegetal, como el tallo o las hojas. En otros casos, ciertos genes pueden determinar el desarrollo de características más visibles como el color o la forma y además interferir con alguna *función vital*. Los genes que actúan de esta forma producen la muerte del organismo que los recibe. Se llaman ***genes letales.*** Los genes que actúan de esta manera determinan generalmente una proporción de 2 : 1 en la F_2, en vez de la normal de 3 : 1. Ello es debido a que un organismo de cada cuatro muere a consecuencia de la acción letal de los genes. No obstante, debe tenerse bien presente que muchos de los genes que influyen sobre más de un carácter no presentan efectos letales.

La interacción de los genes en el desarrollo de las características. Se sabe ahora que muchos caracteres hereditarios *dependen de más de un gen.* Posiblemente, cada gen ejerce en el cuerpo una influencia en el desarrollo de cada rasgo, con uno, dos o unos pocos genes *principales* ejerciendo un efecto predominante. Se conocen muchos casos en que una característica determinada depende de dos, tres o varios pares distintos de genes principales. En estos casos, los genes actúan para *completar*, *suplementar* e incluso *inhibir* la acción de otros genes principales del grupo. Un grupo de genes que actúa conjuntamente de este modo se denomina ***complejo génico*** y la ***interacción*** determina con frecuencia una modificación numérica de las proporciones mendelianas esperadas.

Algunas modificaciones de la proporción ordinaria del dihibridismo, 9 : 3 : 3 : 1, son las siguientes:

9 : 7	13 : 3
9 : 3 : 4	12 : 3 : 1
9 : 6 : 1	15 : 1

Aunque las relaciones numéricas de los caracteres visibles sean modificadas en las anteriores proporciones, *no constituyen excepciones a los principios mendelianos. La segregación, distribución y recombinación de los genes se realizan regularmente; las modificaciones de la proporción son el resultado de la acción e interacción de los genes* en el desarrollo de las características visibles.

Escaneado con CamScanner

La hibridización en las técnicas agrícolas. La hibridización, según queda de manifiesto en la herencia mendeliana, ha sido importante para el hombre durante muchos años. Algunos de sus valores prácticos fueron conocidos mucho antes de que se iniciasen los estudios científicos de los caracteres hereditarios en los vegetales y animales. La hibridización es útil para el desarrollo de nuevas variedades en las plantas y linajes en los animales. Muchas clases de manzanas, melocotones, peras, uvas, fresas, patatas y otras plantas cultivadas se obtuvieron mediante la hibridización en las especies originales para combinar diferentes características, con ulterior selección de los individuos más deseables. Mediante la propagación vegetativa, estas nuevas variedades permanecen constantes excepto en casos de una mutación ocasional de las yemas, o variación. En plantas cultivadas tan útiles como el maíz, trigo, avena y cebada, se han obtenido mejores y más valiosas clases por medio de la hibridización.

La hibridización del maíz ha incrementado materialmente el valor de esta planta importante tanto en cantidad como en calidad. En la producción del maíz híbrido, las líneas se autocruzan durante varias generaciones y después se hibridizan. Los híbridos resultantes pueden incluir algunos que son más vigorosos y más productivos que las variedades puras a partir de las cuales se obtuvieron. Esta condición recibe el nombre de ***vigor híbrido*** y es una de las manifestaciones de la ***heterosis*** (*hetero*, distinto, *osis*, condición, literalmente condición diferente de la de los padres).

Linkage. En años recientes, la investigación de la herencia de los numerosos caracteres de muchos organismos diferentes, tanto vegetales como animales, ha organizado y entendido la concepción de la herencia tal como fuera propuesta por Mendel en 1866. La idea fundamental de la herencia, es decir, la segregación, ha permanecido substancialmente tal como la formulara Mendel. Al aumentar los conocimientos acerca de los cromosomas y de su comportamiento, ciertas ideas nuevas de la herencia han venido a ser admitidas generalmente entre los genetistas. Se ha visto que ocasionalmente, dos caracteres, o rasgos, tienden a heredarse juntos, no presentando la segregación normal. Cuando los caracteres tienden a heredarse juntos, se dice que están ligados y al fenómeno se le denomina linkage. La base material o física del linkage debe buscarse en las relaciones de los genes con los cromosomas, según se describe en el párrafo siguiente

Puesto que el número de cromosomas es limitado en cualquier especie de organismo y el de caracteres o rasgos de los organismos complejos son muy numerosos — desde un punto de vista práctico casi ilimitado — síguese de ello que existen muchos más genes que cromosomas. En el guisante, por ejemplo, el número 2*N* es 14, en el maíz, 20, en el lirio, 24 y en el trigo, 42. Se ha comprobado en todos los individuos cuidadosamente estudiados que cada cromosoma es portador de un grupo definido y extenso de genes (*fig.* 13-11). Dos o más genes transmitidos por un mismo cromosoma se dice que están ligados. Todos los genes situados en una pareja de cromosomas homólogos constituyen colectiva-

Escaneado con CamScanner

mente un *grupo de linkage*. En general, los genes que se hallan en un mismo cromosoma se heredan como si se tratase de un único gen. Ello es debido a que el comportamiento de un solo gen o de un grupo de genes ligados está determinado por su asociación con el cromosoma en el que se hallan situados. Cuando se hace referencia a la herencia y comportamiento de un *sólo* gen en un cromosoma determinado, debería recordarse que en realidad existe todo un grupo de genes en el cromosoma pero que en aquel momento sólo se atiende a uno de ellos.

El linkage de los genes determina modificaciones numéricas en las proporciones del dihibridismo. Estas modificaciones constituyen una excepción a la segunda ley de Mendel, la distribución de los genes. Esta excepción se basa en: 1) la relación de los genes ligados con los cromosomas, y 2) el comportamiento de los cromosomas durante las meiosis, que influye sobre la segregación de los genes.

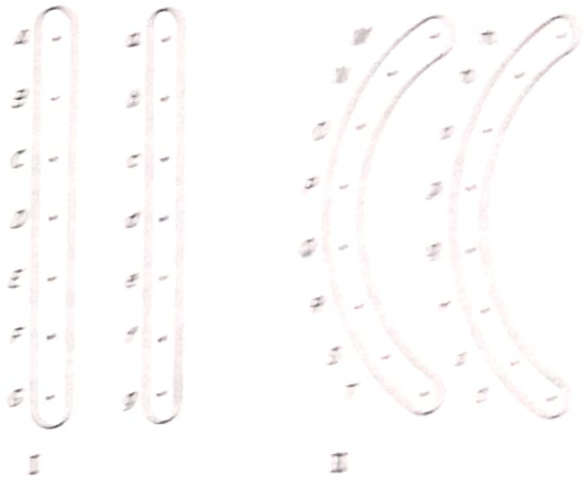


FIG. 13-11. Diagrama de las relaciones de genes y cromosomas formando grupos de linkage. I, una pareja de cromosomas homólogos, cada uno con un grupo de genes *A* y *a* a *G* y *g*. Estos genes constituyen un grupo de linkage. II, una segunda pareja de cromosomas homólogos de diferente forma con genes *M* y *m* a *T* y *t* formando un segundo grupo de linkage.

Los cromosomas y los genes en el determinismo del sexo. Exceptuando los individuos hermafroditas o bisexuados, los animales pertenecen generalmente a uno de los dos sexos, animales productores de espermatozoides y animales productores de óvulos. En la fase portadora de gametos o gametofítica de las plantas inferiores, como en ciertas algas y briofitas, existen también sexos separados en los vegetales, plantas masculinas, productoras de células espermáticas y plantas femeninas, productoras de huevos. Entre las especies de angiospermas, como el espárrago común, cáñamo cultivado, coronaria (*Lychnis*) y unas otras pocas, se encuentran dos clases, denominadas «macho» y «hembra». Se trata de plantas esporofíticas, o productoras de esporas, y no de plantas productoras de gametos. Las esporas producidas difieren en el tamaño, y las plantas se designan correctamente como microspóricas y macrospóricas. Tanto en vegetales como en animales, la condición sexual está determinada generalmente por una base cromosómica y, por consiguiente, es carácter hereditario.

En varios grupos de animales y en algunos vegetales, uno de los varios pares de cromosomas ha sido relacionado con el determinismo del sexo por lo que se les denomina cromosomas sexuales. La hembra tiene generalmente una pareja de cromosomas homólogos, designados por «X» porque al principio se desconocía

su función. El macho tiene generalmente una pareja de cromosomas sexuales compuesta por un cromosoma X y otro que puede ser mayor, menor y a veces de forma rara, denominado cromosoma «Y». En lo que se refiere a los cromosomas sexuales, la hembra es, por consiguiente, XX y el macho XY. En algunos casos, al macho puede faltarle el cromosoma Y y, por consiguiente, tiene un número menor de cromosomas que el normal en la hembra. Esta condición se designa generalmente por XO. Las características de masculinidad y feminidad están condicionadas predominantemente por genes o factores hereditarios, situados en el miembro X de la pareja de cromosomas sexuales. El cromosoma Y es quizás, inerte.

Cuando una hembra XX produce sus gametos, cada célula huevo contiene normalmente un cromosoma X. En lo que concierne al cromosoma sexual, todos los gametos femeninos son iguales. Cuando un macho con los cromosomas sexuales XY forma los gametos, se producen, al contrario, dos tipos de espermatozoos en igual número, unos con un X y otros con el Y. Durante la reproducción, un huevo con X tiene las mismas probabilidades de ser fecundado con un espermatozoo portador del cromosoma X que por otro que lleve el Y. Por esta razón, en la mayoría de los grupos que se reproducen sexualmente, la proporción entre los sexos es 50:50, es decir, existen tantos machos como hembras. A veces, debido a desigual viabilidad, los sexos pueden no ser igualmente numerosos en el momento del nacimiento o poco después.

Entre los insectos «sociales» como la abeja, los sexos difieren considerablemente en el número de cromosomas. Los machos, que se desarrollan partenogenéticamente a partir de huevos que no han sido fecundados por espermatozoos, tienen sólo una mitad (haploides) del número diploide de cromosomas de las hembras, que resultan de huevos fecundados. Así, en los insectos sociales, la feminidad parece acompañar a una dotación cromosómica normal diploide y la masculinidad a una deficiencia o anormalidad en la dotación cromosómica.

Linkage al sexo. Se ha indicado ya que los cromosomas X e Y llevan muchos de los genes que intervienen principalmente en el determinismo del sexo. Además de los genes determinantes del sexo, los cromosomas sexuales pueden además ser portadores de otros genes, que colectivamente se denominan ***genes ligados al sexo,*** y los rasgos que condicionan, ***caracteres ligados al sexo.*** La mayoría de los genes ligados al sexo se encuentran en los cromosomas X y se designan más específicamente como genes ligados al X. El cromosoma Y lleva relativamente pocos genes, que son denominados genes ligados al Y. Por consiguiente, la mayoría de los genes ligados al sexo están relacionados con el cromosoma X y pasan con él de unas generaciones a otras.

El linkage al sexo difiere del linkage normal o autosómico. En el linkage con el sexo, uno o muchos de los genes que condicionan ciertos rasgos corporales, o somáticos, son también transportados por los cromosomas X y por consiguente, están asociados, o ligados, con los genes determinantes del sexo

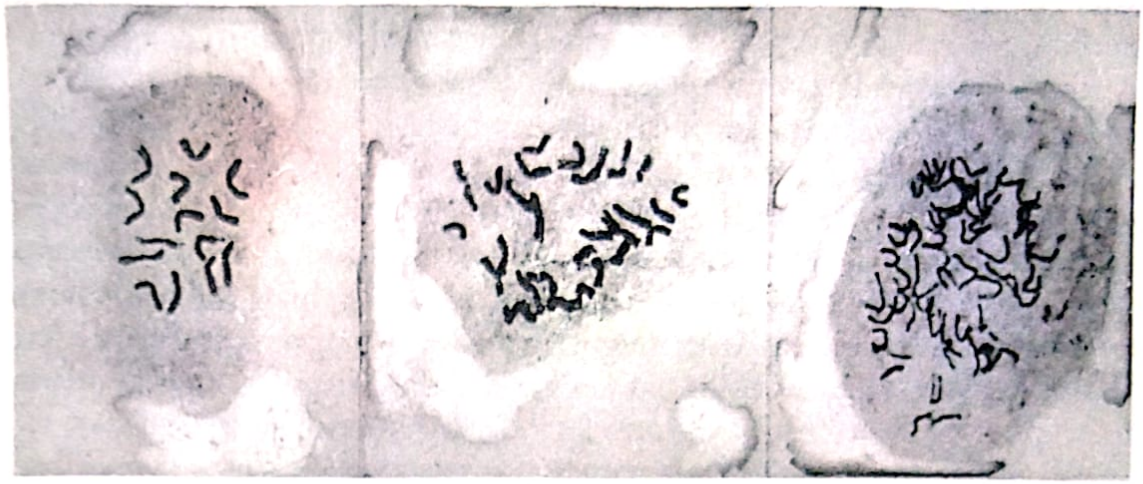


FIG. 13-12. Microfotografías revelando la poliploidía en ciertas especies de *Bromus*, género de gramíneas. *(Cortesía del Dr. Frank L. Barnett, Pasture Research Laboratory, Agricultural Research Service, U.S.D.A.)*

así como lo están entre sí. En el linkage ordinario o autosómico, dos o más genes determinantes de caracteres somáticos están asociados juntos en los cromosomas autosómicos o autosomas. La herencia ligada al sexo se descubrió cuando algunos caracteres, especialmente recesivos, se manifestaban en uno solo de los sexos, generalmente el masculino, faltando frecuentemente en las hembras de aquella generación.

La explicación se encontró en la constitución cromosómica. La hembra tiene la constitución XX y el macho la XY o, en algunos casos, XO, es decir, sólo un X, faltando por completo el Y. Puesto que la hembra generalmente tiene dos cromosomas X, puede llevar dos genes dominantes y ser, por consiguiente, homocigoto dominante, o bien un gene dominante y otro recesivo y ser heterocigoto, o bien dos genes recesivos y ser homocigoto recesivo para cualquier característica ligada al sexo o para varias de ellas. El macho con sólo un cromosoma X y un cromosoma Y puede tener un gen dominante o recesivo llevado por su cromosoma X, pero nunca ambos, puesto que el Y está casi totalmente desprovisto de genes. Normalmente no puede ser heterocigoto.

El determinismo del sexo es mejor conocido en los animales. Pero también se han señalado unos pocos casos entre los vegetales. El descubrimiento del linkage al sexo y su relación con la constitución cromosómica fue una de las piedras angulares en la construcción de la teoría cromosómica de la herencia.

Poliploidía. El estudio de los números de cromosomas en los vegetales es importante en varios aspectos. Estos números varían de 1 lote o haploide, a través de 2 lotes o diploide, de 3 lotes o triploide, de 4 lotes o tetraploide, a muchos lotes o poliploide (fig. 13-12). El sufijo *ploide* proviene del griego y significa «pliegue» o «número». Los lotes cromosómicos se designan generalmente

Escaneado con CamScanner

como 1*x*, 2*x*, 3*x* y 4*x* y ploides más elevados. Los lotes cromosómicos están asociados con muchos caracteres, como tamaño, fertilidad y productividad, puesto que los cromosomas son portadores de los genes que condicionan estos rasgos. El tamaño de los organismos con diferentes lotes (1*x*, 2*x*, 3*x*, etc.) puede oscilar entre haploides pequeños y grandes diploides, generalmente considerados como normales, triploides y tetraploides todavía mayores, y poliploides superiores. Existen, sin embargo, excepciones a la generalización de que el tamaño aumenta con el número de cromosomas y algunos de los tipos de poliploides elevados son de pequeño tamaño. Cuando los lotes cromosómicos son de tal naturaleza que el apareamiento en la división meiótica es irregular, especialmente en aquellos con números impares como 3*x* y 5*x*, la fertilidad puede quedar reducida o faltar por completo y perjudicada la producción de frutos y semillas. La poliploidía es más rara en los animales y generalmente sólo aparece en los animales inferiores.

Conclusión. Durante los pasados cincuenta años, estos principios más bien simples pero fundamentales de la herencia se han expansionado hasta dar lugar a la ciencia de la genética, una de las verdaderas ramas de la biología. La Genética tiene muchas aplicaciones prácticas en el cultivo de plantas y en la cría de animales, y los principios de la genética se aplican también en el estudio cada vez más importante de la herencia en el hombre.

Escaneado con CamScanner

CAROLI LINNÆI
SLE RIGIÆ MITIS SVECIÆ ARCHIATRI, MEDIC. & BOTAN.
PROFESS. UPSAL. EQUITIS AUR. DE STELLA POLARI;
nec non ACAD. IMPER. MONSPEL. BEROL. TOLOS.
UPSAL. STOCKH. SOC. & PARIS. CORESP.

SPECIES PLANTARUM,

EXHIBENTES
PLANTAS RITE COGNITAS,
AD
GENERA RELATAS,
CUM
DIFFERENTIIS SPECIFICIS,
NOMINIBUS TRIVIALIBUS,
SYNONYMIS SELECTIS,
LOCIS NATALIBUS,
SECUNDUM
SYSTEMA SEXUALE
DIGESTAS.

TOMUS I.

Cum Privilegio S. R. Mtis Sueciæ & S. R. Mtis Poloniæ ac Electoris Saxon.

HOLMIÆ,
IMPENSIS LAURENTII SALVII.
1753.

Portada de la obra de Linneo *Species Plantarum*.

14. Taxonomía vegetal; divisiones del reino vegetal

SISTEMÁTICA VEGETAL

Necesidad de establecer un sistema de clasificación. Probablemente se conocen en la actualidad unas 350 000 especies vegetales, y aún quedan muchas más por descubrir, nombrar y clasificar. Estos vegetales presentan gran variación en lo que se refiere a tamaño, estructura, métodos de reproducción, modo de vida y distribución ecológica y geológica por la superficie terrestre. Con objeto de facilitar la solución de los problemas que plantea el estudio de los vegetales, es conveniente disponer de sistemas de clasificación para tan grande y variado grupo de organismos. Es más fácil comunicar a otro una idea precisa

Escaneado con CamScanner

de un tipo de árbol o de un compuesto químico determinado refiriéndose a ellos como una especie de roble o como un compuesto hidrocarbonado, que intentando diferenciarlos de todos los demás tipos de árboles o de todos los demás compuestos químicos. La razón primaria para el establecimiento de un sistema de organismos vivientes es la conveniencia. Es ventajoso, en interés de la brevedad y de la concisión, disponer de algún procedimiento para indicar las relaciones de los organismos vivientes.

Sistemas de clasificación. La taxonomía es una de las ciencias botánicas más antiguas. Los sistemas de clasificación, basados en la forma o en el hábito, fueron introducidos por los griegos y aproximadamente por espacio de 1000 años constituyeron la base de los sistemas introducidos por San Alberto Magno en el siglo XIII, por Otto Brunfels en el siglo XV, Andrea Cesalpino en el XVI, y otros, hasta la época de Carlos Linneo (1707-1778).

La clasificación por Aristóteles y Teofrasto de los vegetales en hierbas, arbustos y árboles era de este tipo, pero actualmente sabemos que muchos árboles están más estrechamente emparentados con ciertas plantas herbáceas que con otros árboles. La clasificación de las flores basada en el color, que es corriente en las guías populares de flores, es otro ejemplo, pero la rosa roja está ciertamente más estrechamente emparentada con la rosa blanca que con la amapola roja. Las plantas pueden clasificarse atendiendo a su relación con el agua. Los grupos ecológicos así establecidos, a saber, hidrofitas (vegetales que viven total o parcialmente en el agua), mesofitas (plantas que viven en lugares terrestres húmedos) y xerofitas (plantas que viven en lugares extremadamente áridos o desérticos), representan sistemas basados en la forma y en el habitat. De la misma manera, las plantas pueden clasificarse artificialmente, basándose en un criterio fisiológico, en parásitas y saprofitas, pero el muérdago parásito y la también parásita bacteria agente de la difteria están, en el mejor de los casos, grandemente distanciadas.

La publicación de la obra «Genera Plantarum» por Linneo en 1737 introdujo una segunda era en la clasificación de los vegetales, caracterizada por la introducción de sistemas artificiales basados en la clasificación numérica. El sistema de clasificación de Linneo, inadecuadamente calificado de sistema sexual, fue un sistema artificial basado esencialmente en el número de estambres y de estilos presentes en cada flor. Era relativamente sencillo y cómodo y permitía determinar el nombre de una planta más que simplemente clasificarla.

El período de la clasificación numérica fue seguido por una época (1700-1870) en la cual cierto número de ensayos de clasificación se basaron en relaciones formales. Este período terminó con los descubrimientos de Darwin y con la publicación de sus teorías sobre la evolución.

En 1875, Augusto Guillermo Eichler propuso un nuevo sistema de clasificación basado esencialmente en las relaciones genéticas y en los conceptos evolutivos. Hacia 1900, un sistema basado en los trabajos de Eichler e introducido

Escaneado con CamScanner

por Adolfo Engler fue aceptado generalmente y continúa siendo uno de los más importantes. Otros sistemas de carácter más filogenético fueron propuestos por Carlos E. Bessey (1915) y Oswaldo Tippo (1942), pero su aplicación relativamente limitada a la flora mundial ha restringido su amplia aceptación.

En general, pueden distinguirse dos tipos diferentes de sistemas de clasificación de los vegetales, sistemas ***artificiales*** y sistemas ***naturales.*** El término de sistema natural de clasificación ha sido interpretado diferentemente durante la larga historia de la clasificación vegetal, pero su empleo actual es sinónimo de ***filético.*** Una serie de plantas pueden disponerse y clasificarse de modo que queden patentes sus mutuas relaciones, puesto que constituye un hecho fundamental de la ciencia biológica el que estas relaciones están presentes en grado variable en todos los organismos vivientes. Todo sistema que intente mostrar lo que se cree es relación natural o filética se considera sistema natural. Las relaciones se determinan basándose en las semejanzas profundas existentes entre los grupos, particularmente en lo que se refiere a rasgos que no varían fácilmente. Entre tales rasgos figura la estructura del cuerpo vegetal, las estructuras anatómicas internas, rasgos relativos a la reproducción, estructura celular y procesos fisiológicos.

Hacia 1880, tres nombres, todos ellos introducidos con anterioridad en la literatura, se emplearon para designar las divisiones de las criptógamas (vegetales en los cuales se suponía que los órganos reproductores estaban ocultos). Estos términos — *Thallophyta*, *Bryophyta* y *Pteridophyta* — fueron ampliamente adoptados y todavía los utilizan en la actualidad algunos botánicos.

Mientras que el término de Bryophyta se considera perfectamente aceptable, existen considerables dudas acerca de la validez de los términos de Thallophyta y Pteridophyta. Puesto que se han presentado serios argumentos en contra de su empleo para la designación de divisiones, han sido generalmente substituidos por otros más aceptables.

La adopción por parte de muchos botánicos de la conclusión de que los *Hongos* no evolucionaron a partir de las *Algas* invalida el empleo del término Thallophyta como nombre de división e impulsó el sistema más reciente de división de las algas en siete divisiones y de los hongos en tres.

Durante muchos años se creyó que los helechos, licopodios y colas de caballo estaban lo suficientemente emparentados para poder reunirse en una sola división, la de la Pteridophyta. Se ha reunido una abrumadora cantidad de argumentos que demuestran, más allá de toda duda razonable, que mientras estas plantas están caracterizadas por la presencia de tejido vascular, son, de hecho, líneas divergentes de las psilofitas. Algunos botánicos han establecido cuatro líneas: psilofitas, licopodios, colas de caballos y helechos como divisiones separadas. Otros botánicos han designado a la división como *Tracheophyta* (que comprende a todas las plantas vasculares), con las subdivisiones de *Psilopsida*, *Lycopsida*, *Sphenopsida* y *Pteropsida*, sistema seguido en este libro de texto.

Escaneado con CamScanner

Dentro de la subdivisión Pteropsida se encuentran las *Gymnospermae* y *Angiospermae*, además de los *Filicinae* o helechos. El descubrimiento de ciertas plantas paleozoicas semejantes a los helechos, las *Pteridospermas*, cuya reproducción se verificaba mediante semillas, con lagunas foliares en la estela, y con otras semejantes, parecen en conjunto razones suficientes para incluir a todos los helechos en las Pteropsida, junto con las demás plantas con semillas, representadas por las Gimnospermas y Angiospermas.

La clasificación de los vegetales es muy antigua y en el transcurso de su desarrollo a lo largo de centenares de años ha sufrido grandes cambios. La sistemática vegetal no es algo estático. A medida que los botánicos vayan conociendo más cosas sobre los vegetales y sobre lo que crean que son indicios importantes de relaciones naturales se irán produciendo menos cambios en el futuro.

UNA CLASIFICACIÓN ANTIGUA DEL REINO VEGETAL

División Thallophyta
- Subdivisión Algae
  - Clase Euglenincae
    - *Euglena*
  - Clase Cyanophyceae. Algas verdeazuladas
    - *Gleocapsa, Oscillatoria, Rivularia, etc.*
  - Clase Chlorophyceae. Algas verdes
    - Con varios órdenes y géneros como *Volvox, Ulothrix, Oedogonium, Spirogyra,* etc.
  - Clase Chrysophyceae. Algas verdeamarillentas
  - Clase Bacillariophyceae. Diatomeas.
  - Clase Phaeophyceae. Algas pardas
    - *Ectocarpus, Laminaria, Fucus,* etc.
  - Clase Rhodophyceae. Algas rojas
    - *Nemalion, Batrachospermum, Polysiphonia,* etc.
- Subdivisión Fungi
  - Clase Schizomycetes. Bacterias
  - Clase Myxomycetes. Mixomicetos
  - Clase Phycomycetes. Hongos parecidos a algas
    - *Saprolegnia, Rhizopus,* etc.
  - Clase Ascomycetes. Hongos con ascas
    - *Peziza,* mildews, etc.
  - Clase Basidiomycetes. Hongos con basidios, royas, setas, pies de rata, etc.
  - Clase Fungi imperfecti. Hongos imperfectos

División Bryophyta
- Clase Hepaticae. Hepáticas
  - *Marchantia, Riccia, Pellia,* etc.
- Clase Musci. Musgos
  - *Sphagnum, Mnium, Polytrichum,* etc.

División Pteridophyta
- Clase Psilophytinae
  - Orden Psilophytales
    - Varios géneros fósiles

Escaneado con CamScanner

Orden Psilotales
Psilotum y *Tmesipteris*
Clase Lycopodinae
Orden Lycopodiales. Licopodios
Lycopodium y *Phylloglossum*
Orden Selaginellales. Selaginelas
Selaginella
Orden Lepidodendrales
Formas fósiles, *Lepidodrendon, Sigillaria,* etc.
Orden Isoetes
Clase Equisetinae
Orden Equisetales. Colas de caballo
Equisetum
Orden Sphenophyllales
Formas fósiles, *Sphenophyllum,* etc.
Orden Calamitales
Formas fósiles, *Calamites,* etc.
Clase Filicinae
Orden Ophioglossales. Helechos lengua de serpiente
Ophioglossum, Botrychium, etc.
Orden Marattiales. Helechos maratiáceos
Marattia, Danaea, etc.
Orden Filicales. Helechos verdaderos
Polypodium, Pteris, Marsilea, etc.
División Spermatophyta
Clase Gymnospermae
Orden Cycadofilicales. Pteridospermas o Helechos con semillas
Formas fósiles, *Lyginodendron,* etc.
Orden Bennettitales
Formas fósiles, *Williamsonia,* etc.
Orden Cycadales. Cicas
Zamia, Cycas, Dioön, etc.
Orden Cordaitales
Formas fósiles, *Cordaites,* etc.
Orden Ginkgoales
Formas fósiles y el género actual *Ginkgo*
Orden Coniferales. Coníferas
Pinus, Tsuga, Taxus, etc.
Orden Gnetales
Gnetum, Ephedra, Welwitschia
Clase Angiospermae. Plantas con flores
Subclase Dicotyledoneae
Ordenes Ranales, Magnoliales, Rosales, etc.
Subclase Monocotyledoneae
Ordenes Graminales, Liliales, Orchidales, etc.

CLASIFICACIÓN DEL REINO VEGETAL SEGUIDA EN ESTE LIBRO DE TEXTO

División Chlorophyta. Algas verdes. Vegetales con células que contienen núcleos definidos y plastidios coloreados por pigmentos clorofílicos y carotenoideos; productos fotosintéticos y materiales de reserva constituidos por almidón y aceite; reproducción asexual por fragmentación y formación de esporas; esporas frecuentemente móviles; reproducción sexual

Escaneado con CamScanner

mediante la fusión de gametos móviles e inmóviles; muchos órdenes y géneros tales como *Volvox, Ulothrix, Oedogonium, Spirogyra, Chara,* etc.

División Euglenophyta. Algas *euglenoideas.*

División Pyrrophyta. Algas verdosas a pardodoradas.

División Chrysophyta. Algas verdeamarillentas a pardodoradas. No hay formación de almidón y el alimento de reserva es comúnmente la leucosina, hidrato de carbono complejo. Reproducción asexual mediante esporas móviles o inmóviles, y reproducción sexual generalmente isógama por medio de gametos móviles o inmóviles. Tiene lugar la autogamia (fusión de los dos núcleos hermanos en una célula) y cierto número de géneros son cenocíticos. Membranas celulares formadas generalmente por dos mitades superpuestas. Están representadas por formas como *Vaucheria* y las diatomeas.

División Phaeophyta. Algas pardas. Vegetales con núcleos definidos y plastidios que contienen clorofila y un pigmento carotinoideo, la fucoxantina, de color pardoamarillento, que enmarca al verde de la clorofila; los productos fotosintéticos son azúcares. Los alimentos almacenados son hidratos de carbono sencillos o complejos, como la laminarina, y alcoholes complejos, como el manitol. Géneros *Ectocarpus, Laminaria, Fucus,* etc.

División Cyanophyta. Algas verdeazuladas. Células sin núcleos definidos y sin plastidios; poseen un pigmento verdeazulado (ficocianina) y pigmentos rojos y amarillos; productos fotosintéticos y materiales de reserva, constituidos por glicógeno y productos glicogénicos; carecen de reproducción sexual; multiplicación por fragmentación y mediante células inmóviles en reposo; no hay células móviles. Géneros *Gleocapsa, Oscillatoria, Nostoc, Rivularia,* etc.

División Rhodophyta. Algas rojas. Vegetales con células que contienen plastidios definidos, con clorofila, carotenoides, y pigmentos rojos y azules (ficoeritrina y ficocianina), que enmascaran a los demás; productos de la fotosíntesis almacenados en forma de un hidrato de carbono complejo, el almidón florídeo. Géneros *Batrachospermum, Nemalion, Polysiphonia,* etc.

División Schizomycophyta. Bacterias. Vegetales unicelulares; células carentes de núcleos definidos; reproducción asexual por escisión.

División Myxomycophyta. Mixomicetos. Vegetales en los que el cuerpo vegetal es un plasmodio ameboide desnudo; reproducción mediante gran número de esporas producidas en un esporangio.

División Eumycophyta. Hongos verdaderos. En todas las fases del desarrollo vegetativo existen membranas celulares definidas. El cuerpo del vegetal está generalmente constituido por un tallo ramificado, multicelular o unicelular y cenocítico. Reproducción asexual mediante muchas clases de esporas, algunas de las cuales se forman en esporangios bien definidos. Ciertas esporas (ascosporas y basidiosporas) se forman inmediatamente a continuación de la meiosis.

Clase Phycomicetae. Hongos semejantes a algas. Grupo de hongos verdaderos, filamentosos, carentes de septos con numerosos núcleos pequeños bien definidos; reproducción asexual mediante gran número de esporas producidas en un esporangio; reproducción sexual general. Géneros, *Rhizopus, Saprolegnia, Albugo,* etc.

Clase Ascomycetae. Hongos con ascas. Grupo de hongos verdaderos; cuerpo filamentoso, tabicado; células con núcleos definidos; reproducción asexual frecuentemente mediante esporas unicelulares originadas terminalmente en filamentos; la reproducción sexual determina la formación generalmente de ocho esporas, producidas en un saco, o asca. Géneros, *Peziza, Penicillium, Aspergillus,* etc.

Clase Lichenes. Líquenes. Asociación de un hongo (Ascomiceto o Basidiomiceto) y un alga (Clorofita o Cianofita). El tipo de la relación del hongo con el alga se discute, pudiendo tratarse de un caso de parasitismo o de un consorcio (de carácter simbiótico). Los líquenes tienen una gran importancia ecológica como pioneros.

Clase Basidiomycetae. Hongos con basidios. Grupo de hongos verdaderos; cuerpo

Escaneado con CamScanner

vegetativo filamentoso; reproducción sexual determinando típicamente la formación de cuatro esporas originadas sobre el extremo de un filamento o basidio. Géneros, *Amanita, Agaricus, Puccinia,* etc.

Clase Deuteromycetae. Hongos imperfectos. Extenso grupo artificial de hongos en los cuales no ha sido determinada la reproducción sexual.

División Bryophyta. Vegetales musgosos, de cuerpo taloso; multiplicación asexual por medio de yemas multicelulares, ramificación y fragmentación; reproducción sexual por medio de gametos producidos en órganos sexuales multicelulares, anteridios y arquegonios; el cigoto forma regularmente un embrión que en su estadio juvenil permanece dentro del arquegonio.

Clase Hepaticae. Hepáticas talosas y foliosas. Gametofitos generalmente con talo rastrero dorsiventral; esporas liberadas por dehiscencia longitudinal de la cápsula en que se forman.

Orden Marchantiales. Hepáticas talosas. Géneros *Marchantia, Riccia,* etc.

Orden Jungermanniales. Hepáticas foliáceas. Géneros *Pellia, Porella, Cephalozia,* etc.

Clase Anthocerotae. Hepáticas con cuernos.

Orden Anthocerotales. Género *Anthoceros.*

Clase Musci. Musgos.

Orden Sphagnales. Musgos esfagnum. Género *Sphagnum.*

Orden Andreaeales. Musgos de las rocas. Género *Andreaea.*

Orden Bryales. Los verdaderos musgos. Géneros *Mnium, Polytrichum,* etc.

División Tracheophyta. Plantas vasculares. Plantas con un sistema vascular bien desarrollado presente en el cuerpo esporofítico de la planta característico del grupo.

Subdivisión Psilopsida. Plantas vasculares primitivas. Los esporofitos carecen generalmente de raíces y de hojas verdaderas; no existen lagunas foliares en el cilindro vascular; todas las esporas son del mismo tipo formándose en esporangios situados terminalmente en los tallos.

Clase Psilophytinae

Orden Psilophytales. Formas fósiles. Grupo de formas fósiles que comprende las plantas vasculares más antiguas y primitivas. Géneros, *Rhynia, Psilophyton, Asteroxylon,* etc.

Orden Psilotales. Formas vivientes. Plantas pequeñas, frecuentemente epífitas, tropicales o subtropicales; gametofitos tuberosos cilíndricos, subterráneos o aéreos, con hongos micorrizas en sus tejidos. Géneros, *Psilotum* y *Tmesipteris,* únicos representantes actuales del orden.

Subdivisión Lycopsida. Plantas microfilas. El esporofito posee raíces, tallos y pequeñas hojas verdaderas; el cilindro vascular carece de lagunas foliares; esporangios formados en la superficie superior o adaxial de las hojas o esporofilas que están agregadas generalmente formando conos.

Clase Lycopodinae

Orden Lepidodendrales. Formas fósiles. Fomas arbóreas gigantes con raíces, tallos y, generalmente, pequeñas hojas, conservadas en estado fósil en terrenos del período Carbonífero; plantas heterospóreas con esporas grandes y pequeñas; esporofilas agregadas formando conos. Géneros, *Lepidodendron, Sigillaria,* etc.

Orden Lycopodiales. Formas vivientes. Plantas herbáceas pequeñas con raíces tallos, hojas pequeñas, y esporofilas portadoras de los esporangios que contienen un solo tipo de esporas; esporofilas, generalmente formando cono. Géneros, *Lycopodium* y *Phylloglossum.*

Orden Selaginellales. Formas vivientes. Plantas herbáceas pequeñas, generalmente tropicales, frecuentemente epífitas; plantas con raíces, tallos, hojas

Escaneado con CamScanner

y esporofilas; heterospóreas, con dos clases de esporas, grandes y pequeñas; esporangios formados sobre esporofilas agrupadas en conos. Géneros *Selaginella*.

Orden Isoetales. Formas vivientes. Plantas herbáceas pequeñas, que viven parcialmente sumergidas; poseen raíces, tallos y hojas delgadas, relativamente grandes, cada una de ellas con un esporangio; heterospóreas, con esporas grandes y pequeñas. Género *Isoetes*.

Subdivisión Sphenopsida. Plantas de hojas cuneiformes. Los esporofitos tienen raíces, rizomas, tallos aéreos sin lagunas foliares, y generalmente hojas pequeñas en forma de cuña desarrolladas en verticilos en los nudos de los tallos y ramas aéreas; tallos aéreos generalmente articulados o nudosos; con pocas excepciones son homospóreas, con esporas de un solo tipo desarrolladas en esporangios o estructuras especializadas. Los esporangióforos están ligeramente agregados o formando conos compactos.

Clase Equisetinae. Colas de caballo.

Orden Sphenophyllales. Formas fósiles. Grupo de pequeñas formas fósiles con hojas cuneiformes pequeñas. Género *Sphenophyllum*.

Orden Calamitales. Formas fósiles. Grupo de grandes formas arbóreas conservadas en estado fósil. Género *Calamites*.

Orden Equisetales. Equisetos vivientes, colas de caballo. Pequeñas plantas herbáceas. Género *Equisetum*, único representante actual de la subdivisión Sphenopsida.

Subdivisión Pteropsida. Plantas macrófilas. El esporofito tiene raíces, tallos y, generalmente, grandes hojas; la estela vascular presenta lagunas foliares; plantas homospóreas y heterospóreas con esporas producidas en esporangios formados con frecuencia en la superficie inferior o adaxial de esporofilas; esta subdivisión de las plantas vasculares comprende todos los tipos de helechos y de plantas con semillas.

Clase Filicinae. Helechos. Esta clase comprende plantas con tallos aéreos erguidos, de forma radial y rizomas subterráneos horizontales; hojas generalmente grandes; numerosos esporangios formados en la cara inferior de las hojas; a pesar de que unas pocas formas son heterospóreas, la mayoría son homospóreas; los gametofitos son generalmente macroscópicos; fecundación mediante espermatozoos nadadores.

Orden Ophioglossales. Lenguas de serpiente o helechos arracimados. Plantas con gametofitos y esporofitos macroscópicos; gametofitos tuberosos, micorrícicos y subterráneos; esporofitos constituidos por raíces, pequeños tallos erguidos y hojas; plantas homospóreas con esporas producidas en estructuras euesporángidas en una espiga como parte fértil de una hoja. Géneros *Ophioglossum, Botrychium*.

Orden Marattiales. Helechos maratiáceos. Plantas con gametofitos y esporofitos macroscópicos; gametofitos formados por talos gruesos extendidos semejantes a hepáticas; esporofitos con raíces, tallos radiales y grandes hojas; homospóreos, con el único tipo de esporas producidos en gran número en sinangios. Géneros *Marattia, Danaea*, etc.

Orden Filicales. Helechos verdaderos. Plantas generalmente con gametofitos y esporofitos macroscópicos, fisiológicamente independientes; hojas generalmente grandes, homospóreas, aunque excepcionalmente heterospóreas. Géneros *Polypodium, Pteris, Marsilea*, etc.

Clase Gymnospermae. Plantas con gametofitos microscópicos y grandes esporofitos macroscópicos; óvulos formados en semillas, producidas sobre la cara superior de una escama abierta; polen transportado por el aire.

Línea Cycadophyta.

Orden Cycadofilicales, o Pteridospermas. Formas fósiles representativas de las más antiguas plantas con semillas. Plantas generalmente pequeñas con

Escaneado con CamScanner

grandes hojas semejantes a las de los helechos portadoras de óvulos bien desarrollados en sus extremos; polen depositado sobre la nucela del óvulo; fecundación probablemente mediante espermatozoos nadadores. Géneros *Lyginopteris, Heterangium,* etc.

Orden Bennettitales. Formas fósiles. Plantas provistas de tallos cortos y gruesos, y hojas grandes; macro y microsporofilas frecuentemente dispuestas radialmente en la misma planta; fecundación probablemente mediante espermatozoos nadadores. Géneros *Williamsonia, Cycadeoidea, Bennettites,* etc.

Orden Cycadales. Cicas vivientes. Plantas dioicas con pies estaminados y ovulados separados, portadoras de grandes hojas semejantes a las de los helechos, generalmente sobre tallos cortos y gruesos; esporofilas agregadas formando conos; óvulos maduros en semillas cubiertas por una capa externa carnosa, fecundación mediante espermatozoos nadadores. Géneros *Cycas, Dioon, Zamia,* etc.

Línea Coniferophyta.

Orden Cordaitales. Formas fósiles. Árboles altos, delgados, que formaron extensos bosques paleozoicos; hojas delgadas, correosas, frecuentemente pequeñas; plantas monoicas y dioicas con esporofilas agrupadas en conos masculinos y femeninos; fecundación probablemente mediante espermatozoos nadadores. Géneros *Cordaites, Mesoxylon,* etc.

Orden Ginkgoales. Un solo representante actual. Árboles altos, separadamente estaminados y ovulados; varios microsporangios producidos en conos flexuosos; óvulos nacidos por parejas sobre un tallo corto, delgado, maduran dentro de semillas recubiertas por una capa externa carnosa; fecundación mediante espermatozoos nadadores. *Ginkgo* es el único género viviente en la actualidad.

Orden Coniferales. Árboles y árboles-arbustos portadores de conos y vivientes en la actualidad, generalmente con hojas aciculares; plantas monoicas con esporofilas agrupadas en conos; fecundación mediante células espermáticas inmóviles conducidas al arquegonio por tubos polínicos; óvulos que maduran en semillas que son generalmente secas. Géneros *Pinus, Larix, Tsuga, Picea,* etcétera.

Orden Gnetales. Formas vivientes. Pequeño grupo de plantas estaminadas y ovuladas con características a la vez de gimnospermas y de angiospermas; en los tejidos vasculares presentan tanto traqueidas como vasos. Géneros *Ephedra, Gnetum y Welwitschia.*

Clase Angiospermae. Plantas con flores. Poseen gametofitos microscópicos y grandes esporofitos macroscópicos; hojas relativamente grandes en general; plantas monoicas o dioicas; polen generalmente transportado por el aire o por insectos y depositado sobre el estigma o parte superior del carpelo; fecundación mediante células espermáticas inmóviles transportadas al gametofito femenino por un tubo polínico; óvulos que se desarrollan formando semillas encerradas en los carpelos.

Subclase Dicotyledonae. Plantas con flores, caracterizadas por múltiples rasgos entre los que figuran: dos cotiledones en el embrión; partes florales generalmente en número de cuatro o cinco; hojas con venación reticulada; el producto de almacenamiento de origen fotosintético es generalmente el almidón; comprende muchos órdenes, familias y géneros, tales como:

Orden Ranales. Género *Ranunculus,* o botón de oro, etc.

Orden Rosales. Las rosas. Género *Rosa,* la rosa, etc.

Orden Geraniales. Género *Geranium,* geranio común, etc.

Subclase Monocotyledonae. Plantas con flores caracterizadas por múltiples rasgos entre los que figuran: embrión con un solo cotiledón; partes florales general-

mente en número de tres y venas paralelas en las hojas; el azúcar es frecuentemente el producto de almacenamiento de origen fotosintético; comprende muchos órdenes, familias y géneros tales como:

Orden Graminales. Gramíneas, Géneros *Zea* (maíz), *Triticum* (trigo), *Avena* (avena), *Oryza* (arroz), *Poa*, etc.

Orden Liliales. Los lirios. Género *Lilium*, el lirio.

NOMENCLATURA

El Código Internacional de Nomenclatura Botánica recomienda que todos los nombres de división terminen con el subfijo *-phyta*, y que los nombres de subdivisión acaben con el subfijo *-opsida*, acuerdo que se sigue en el presente libro de texto. En este capítulo se incluyen dos sistemas de clasificación, con objeto de que puedan compararse. Uno es el sistema antiguo de clasificación en cuatro divisiones. El otro es el seguido en esta obra y refleja los cambios esenciales sugeridos y generalmente adoptados por los botánicos actuales.

En 1753 apareció una obra monumental titulada «Species Plantarum» debida al gran naturalista sueco Linneo (Karl von Linné), en la cual se perfeccionaba el esquema del actual sistema binomial de nomenclatura. La idea de este esquema es la de designar toda clase de planta mediante un binomio, es decir, un nombre formado por dos partes. La primera es el nombre genérico, y la segunda el nombre específico. Añádese a continuación el nombre del botánico (o una abreviación) que por primera vez empleó tal designación. Así, la abreviación «Linn.» en el nombre *Rosa alba* Linn. significa que el botánico Linneo asignó originalmente el nombre de *Rosa alba* a esta clase particular de rosa. Las reglas que regulan la nomenclatura botánica estipulan que una vez aplicada a una planta una designación binomial, ésta no puede aplicarse ya nunca a ninguna otra clase de planta; es decir, sólo puede existir una *Rosa alba;* y la planta a la que Linneo dio este nombre en 1753 todavía es conocida con el mismo nombre y continuará siéndolo en el futuro. Este método de nomenclatura de los vegetales puso a la ciencia de la nomenclatura sobre un sólido fundamento y es la base del sistema presente.

La especie es la unidad común de la clasificación vegetal, estando constituida por aquellas plantas que son tan semejantes entre sí que pueden tener una ascendencia comun. Ninguna otra prueba para la validez de una especie es posible. Las especies se agrupan en géneros. Un género puede definirse como una agrupación de especies estrechamente emparentadas, evidentemente más estrechamente emparentadas entre sí que con los individuos de cualquiera otro grupo.

Los grupos de géneros afines se reúnen a su vez en unidades mayores denominadas familias, las cuales reciben generalmente el nombre de algún género importante del grupo con la adición de alguna terminación en latín. Así los nombres de familia terminan regularmente en *-aceae*. Las familias se agrupan a su

Escaneado con CamScanner

vez en órdenes, cuyos nombres terminan en *-ales*. Por ejemplo, el orden Liliales incluye la familia Liliaceae y otras varias familias afines. Los órdenes se agrupan a su vez en clases cuyos nombres terminan en *-ae* o *-eae*, las clases en subdivisiones y las subdivisiones en divisiones. Finalmente, las diferentes divisiones constituyen el reino vegetal. Los nombres de las especies y géneros tienen diversas terminaciones, entre las cuales las en *-a, -ea, ia, -i, -is, um* y *-us*, son frecuentes. El siguiente esquema de la posición taxonómica de la manzana «Deliciosa dorada» (Golden Delicious) ilustrará el empleo.

División Tracheophyta
Subdivisión Pteropsida
Clase Angiospermae
Subclase Dicotyledonae
Orden Rosales
Familia Rosaceae
Género *Pyrus*
Especie *malus*
Variedad Deliciosa dorada.

Pyrus malus es el ***nombre científico*** o ***binomial*** de la manzana cultivada. Los nombres de los otros grupos no se emplean a menos que se desee indicar la posición de esta especie en el esquema clasificatorio general.

El término de ***taxon*** fue introducido en 1950 por el Dr. H. J. Lam. Rápidamente aprobado y aceptado por los taxónomos, ha sido utilizado desde entonces de maneras muy distintas significando cosas muy diferentes. Por algunos se ha empleado para designar únicamente categorías inferiores de la clasificación; por otros para designar a cualquier categoría taxonómica como substitutivo del término más embarazoso de «grupo taxonómico».

El sistema binomial. Fácilmente se reconocerá el deseo de que todas las plantas dispongan de nombres construidos con el mismo plan. Sin embargo, esta idea no fue generalmente aceptada aproximadamente hasta mediados del siglo XVIII. Con anterioridad, según se afirmó antes, las plantas conocidas por los botánicos eran relativamente escasas y apenas se seguía ningún sistema para su denominación. Generalmente bastaba referirse a cada planta con una breve frase descriptiva, de la misma manera que un granjero que posee tan sólo media docena de vacas se refiere a cada una de ellas con alguna frase descriptiva tal como «la vaca roja de cuernos largos». Pero si su rebaño aumenta hasta un número considerable, podrá tener más de una vaca roja con cuernos largos y se sentirá más inclinado a designar a cada vaca mediante un nombre individual corto, de naturaleza no necesariamente descriptiva.

Vemos así como los antiguos botánicos designaban, por ejemplo, a una especie de labiada con la siguiente frase en latín: *Prunella magna flore albo* (pru-

Escaneado con CamScanner

nella de grandes flores blancas); a una especie de berro como *Nasturtium hortense latifolium hispanicum* (el berro español de jardín, de hojas anchas); *Asparagus sylvestris foliis acutis* (espárrago silvestre de hojas agudas). Este método era, por lo menos, muy embarazoso y a medida que iban describiéndose nuevas plantas su inadecuación resultó evidente.

Los nombres científicos no derivan de los idiomas actuales, sino que en su mayoría proceden del latín o del griego. Los antiguos botánicos comprendieron las ventajas de unificar el origen de los nombres científicos y practicaron el plan de formular los nombres de los vegetales valiéndose del idioma más difundido entre los investigadores de la época, el cual, en los primeros tiempos, fue el griego, pero que más tarde, coincidiendo aproximadamente con el desarrollo de la botánica, fue el latín. Incluso en la actualidad, el latín se utiliza casi universalmente para nombrar nuevas especies de plantas.

Dentro de una determinada especie vegetal existen frecuentemente variedades de menor importancia. Tales variaciones pueden resultar demasiado ligeras para justificar la aplicación de un nombre específico, pero con todo son lo suficientemente importantes para que se les asigne un nombre. Ello es particularmente verdad en el caso de las plantas cultivadas. En este caso un nuevo nombre, denominado nombre de variedad, se añade a la denominación binomial, y en conjunto el nombre resulta de hecho ***trinomial.*** Así, *Pyrus malus albiflorus* designa una variedad de flores blancas del manzano común. De la misma manera, otras variedades del manzano, tales como «Smith Cider», «Baldwin» o «Northern Spy», son variedades de la especie común conocida con la designación binomial de *Pyrus malus*.

Cómo se realiza la elección de los nombres. Los nombres (tanto científicos como vulgares) que se eligen, son generalmente significativos una vez conocido su significado. Se escogen generalmente por alguno de los siguientes motivos: 1) el nombre puede referirse a una de las principales características de la planta, como se da a entender en la «rosa blanca», cuyo nombre científico es el de *Rosa alba*, la «espirea lobada» *(Spiraea lobata)*, la «orquídea vistosa» *(Orchis spectabilis)*, o el «rododendro grande» *(Rhododendron maximum);* 2) puede elegirse según el carácter del habitat, es decir, el tipo de substrato sobre el que crece la planta; por ejemplo, «el ranúnculo acuático» *(Ranunculus aquaticus);* 3) puede elegirse para designar su distribución geográfica o una parte de la misma, como en el «aster de Nueva Inglaterra» *(Aster novae-angliae)* o el «aster del Missouri» *(Aster missouriensis);* y 4) puede elegirse recordando el nombre del descubridor de la planta, como el «aster de Drummond» *(Aster drummondii)* o el «Carex de Harper» *(Carex harperi)*. Pueden reconocerse otros orígenes pero los indicados son siempre los más corrientes.

Nombres vulgares y nombres científicos. Siempre han estado de moda dos métodos de designación de los vegetales, uno de ellos para mayor conveniencia del botánico aficionado o del lego en la materia, y el otro para

Escaneado con CamScanner

el estudioso más entrenado. Por consiguiente, se ha desarrollado un sistema de terminología vulgar para las plantas y además un sistema de nombres científicos. Los nombres de cada uno de ellos pueden ser globalmente transplantados al otro y gozar de amplia difusión. Así, los nombres de aster, citrus, catalpa, crysantemum, rhododendron y muchos otros se usan indistintamente como nombres vulgares y científicos. Los nombres vulgares pueden estar constituidos por un substantivo seguido de cierto número de adjetivos calificativos, como el de «asclepias de flores color púrpura» y «la orquídea pequeña amarilla meridional». Un nombre científico completo consta únicamente de dos partes.

Un nombre científico es absolutamente específico en su aplicación, refiriéndose a un tipo definido de planta, y sólo a uno, y además goza de aplicación mundial. No ocurre así con los nombres vulgares. Así, es evidente que pueden haber más de una especie de rosas blancas, y la rosa blanca de una localidad puede no ser la misma que la rosa blanca de otra. El carácter definitivo de los nombres científicos presenta una gran ventaja sobre los nombres vulgares.

IDENTIFICACIÓN DE LAS PLANTAS

Aunque la clasificación de las plantas (determinación del grupo a que pertenecen) y la nomenclatura (determinación de un nombre correcto según un sistema aceptable de reglas) forman parte de la ciencia más amplia de la taxonomía, existe igualmente un tercer aspecto igualmente importante que debe ser considerado aquí, es decir, la identificación de las plantas. Aunque sea conveniente referirnos a tres campos de la taxonomía vegetal, en realidad se complementan mutuamente en la práctica y su separación resulta un tanto académica.

Para la identificación de las plantas se emplean varios métodos o combinaciones de los mismos. El procedimiento corriente consiste en el empleo de manuales o claves, y la comparación de la planta desconocida con otras previamente identificadas que forman parte de algún herbario. Las claves son instrumentos que ayudan a la identificación de una planta desconocida. Actualmente, el tipo más difundido son las ***claves dicotómicas,*** en las cuales cada miembro de la dicotomía constituye una ***guía.***

1. Flores con sépalos y pétalos.
   a) Periantio coloreado.
   a) Periantio incoloro.

1. Flores sin sépalos ni pétalos.
   b) Flor perfecta.
   b) Flor imperfecta.

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tocro 230 - Magdalena

Escaneado con CamScanner

El interés específico de los taxónomos es variable. Mientras que muchos pueden estar interesados principalmente en la identificación y la nomenclatura de las plantas con flores (Angiospermas) otros están más interesados por situarlas dentro de un sistema filético (natural) de clasificación. Análogamente, otros taxónomos están interesados principalmente en las algas, musgos, gimnospermas u otros grupos del reino vegetal.

Los estudios pueden centrarse sobre las especies de un género, sobre los géneros de una familia o sobre cualquier otro nivel del esquema de clasificación. Las rosas del mundo (una monografía) pueden constituir las bases de una investigación, y la flora de un país, montaña o valle (estudio florístico) puede requerir la atención de un taxónomo.

ALTERNANCIA DE GENERACIONES

Generaciones esporofítica y gametofítica. La historia de la vida de una planta es un relato de los acontecimientos que se suceden durante un cierto período de tiempo. Un relato de la biología completa de una planta incluye su comportamiento desde la ocurrencia de un acontecimiento determinado en su ciclo vital a través de todas las fases diversas de repetición de este acontecimiento. Uno de los rasgos más característicos de la biología de las plantas es la presencia casi universal de dos generaciones alternantes que difieren en muchos rasgos. Son diferentes en tamaño, en aspecto y en caracteres celulares. Una de estas generaciones produce gametos, y las estructuras formadas durante esta fase comprenden el gametofito o planta productora de gametos. La otra generación produce las meiosporas, y sus estructuras constituyen el esporofito o planta productora de esporas (fig. 14-1).

Extensión relativa del esporofito y del gametofito. Las plantas de los diversos grupos difieren mucho en la proporción del tiempo total que ocupan en su biología las dos fases gametofítica y esporofítica. Análogamente varían mucho en lo que se refiere al tamaño y apariencia relativa de las estructuras formadas en cada una de las dos generaciones.

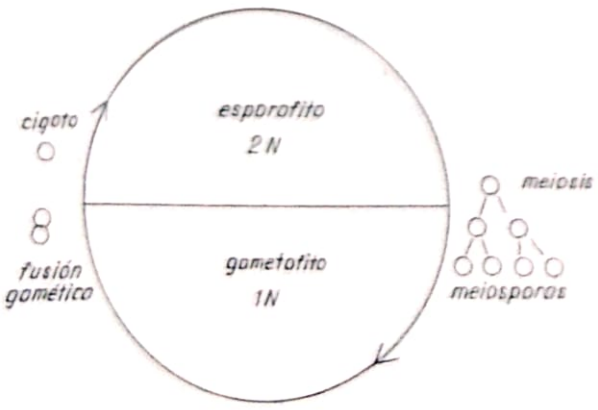


FIG. 14-1. Ciclo vital esquemático en el que se observa la alternancia de generaciones.

En general, muchos vegetales de los grupos inferiores poseen un gametofito muy visible. Ello es especialmente verdad en el caso de algunas algas y hongos, y de las briófitas. En estos vegetales las

estructuras esporofíticas son, por lo general, relativamente pequeñas, poco aparentes y de corta duración. No obstante, en muchos vegetales de los grupos inferiores las dos generaciones alternantes están representadas por plantas independientes que a menudo están relativamente equilibradas en lo que se refiere a tamaño y vistosidad.

En los grupos vegetales superiores, las generaciones están más igualmente equilibradas, con una tendencia por parte del gametofito a ser el menos visible y del esporofito a ser el más aparente.

En las plantas con semillas, toda la planta (plantas con flores, árboles, etc.) representa el esporofito, mientras que las estructuras del gametofito son de proporciones microscópicas. Los gametofitos de las plantas con semillas están representados por el polen germinado y por los sacos embrionarios.

Independencia relativa del esporofito y del gametofito. En las algas y en las briofitas los gametofitos están provistos de clorofila y fabrican sus propios alimentos, siendo por tanto capaces de realizar una existencia completamente independiente. Son asimismo independientes en lo que se refiere a la absorción de las substancias inorgánicas. En estos grupos los esporofitos son pequeños y más o menos dependientes para su alimentación del talo gametofítico. En los helechos comunes, tanto el gametofito como el esporofito llevan una existencia completamente independiente en su estado adulto. Pero en los helechos heterospóreos el gameto masculino, por lo menos, depende por completo del alimento almacenado en la espora. Los gametofitos femeninos son pequeños y en la mayoría de los casos no sintetizan probablemente mucho alimento hidrocarbonado, aunque poseen clorofila. En las plantas con semillas el esporofito es complejo y bien desarrollado, llevando una existencia completamente independiente. Pero el gametofito consta tan sólo de unas pocas células y está constituido por estructuras que, en todos los casos, dependen por completo del esporofito.

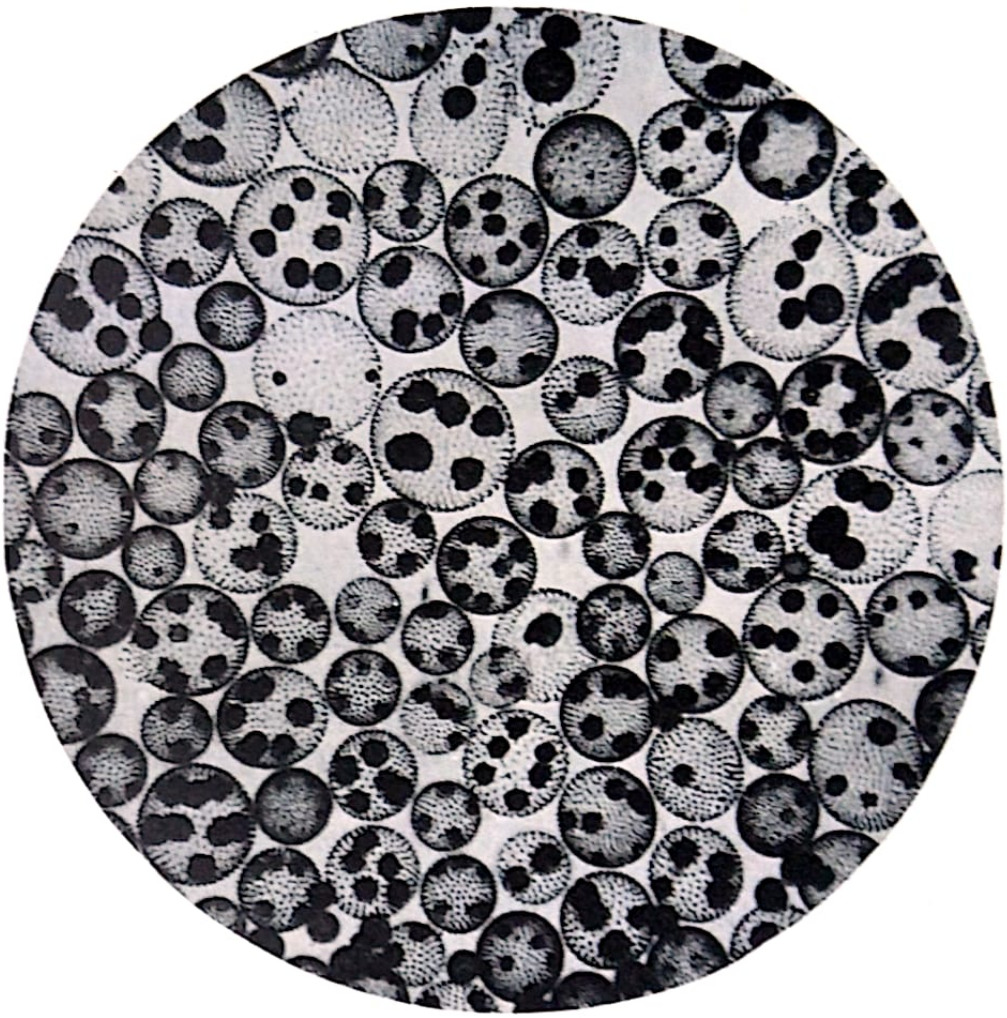
Diferencias nucleares entre el esporofito y el gametofito. Ya en 1894, Strasburger afirmó que en los vegetales que presentan alternancia de generaciones, éstas difieren en su constitución nuclear. Esta diferencia radica en el hecho de que los núcleos de todas las células de la generación esporofítica contienen doble número de cromosomas de los presentes en los núcleos de las células de la generación gametofítica. La generación esporofítica se inicia con la fecundación o singamia, que consiste en la fusión de dos gametos $1N$, determinando la formación del cigoto, con $2N$. Más pronto o más tarde tiene lugar la meiosis, con lo que el número de cromosomas queda reducido a la mitad en la formación de las meiosporas. Esto señala el final de la generación esporofítica y el comienzo de la gametofítica. Por tanto, la meiospora es la primera célula del gametofito. Éste produce gametos, los cuales, al fusionarse, determinan la formación de un nuevo esporofito. Los dos puntos críticos en la vida de los vegetales son, por consiguiente, la singamia o fecundación y la meiosis.

Escaneado con CamScanner

La alternancia de generaciones es un hecho, pero el origen filogenético de la alternancia es todavía una cuestión abierta al debate. Una opinión es la de que la generación esporofítica es una nueva generación, interpolada en ciclo vital entre la fusión de los gametos y la meiosis. Presumiblemente, surgió como resultado de un retraso de la meiosis, el cual, en cierto modo, dio tiempo para el desarrollo del esporofito por crecimiento vegetativo. Esta interpretación se denomina ***teoría antitética de la alternancia.***

Por el contrario, muchos botánicos niegan que la generación esporofítica sea nueva o de intercalación reciente en el ciclo vital de los vegetales. Proponen que las dos generaciones son fundamentalmente análogas y que representan «fases correlativas» del ciclo vital de una planta que ha salido de la fase sexual originaria. La ***teoría homóloga de la alternancia*** postula que los vegetales han evolucionado desde un grupo ancestral de algas en el cual tanto la fase gametofítica como la esporofítica estaban ya diferenciadas.

Escaneado con CamScanner



Colonias de *Volvox*. *(Fotografía registrada por cortesía de la General Biological Supply House Incorporated, Chicago, Illinois.)*

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tacna 230 - Magdalena

15. Algas

Caracteres generales. Entre las algas se encuentran algunos de los tipos más antiguos y primitivos de la vida vegetal. Las algas varían, en lo que al tamaño se refiere, desde formas microscópicas hasta las grandes algas marinas, las cuales, en algunos casos, igualan o sobrepasan en longitud la altura de los árboles más altos. En cuanto a la masa y peso seco constituyen únicamente una fracción de estas grandes plantas terrestres.

Las algas viven típicamente en el agua o en suelos pantanosos y a veces como endófitas en los tejidos de otros vegetales y animales. Las algas son frecuentes en lagos y estanques, así como en muchos ríos, y residen asimismo en charcos de agua semipermanentes. Las pequeñas algas que flotan libremente, denominadas ***fitoplancton***, contribuyen a la formación del plancton, constituido por

células vegetales y animales que se hallan en suspensión tanto en el agua dulce como en la salada. El plancton es muy importante como fuente de alimento y constituye un primer eslabón en la cadena de alimentación de los animales grandes, especialmente de los peces. Otras algas acuáticas crecen fijas a un substrato. Muchos biólogos han sugerido la idea de que las algas podrían cultivarse por parte del hombre para su alimentación, y en algunos lugares del mundo las algas forman parte de la dieta local.

Las algas son vegetales de estructura y organización sencillas, estando formadas las más simples de ellas por una sola célula. Otras son simples agregados de células esencialmente análogas o presentando generalmente sólo una escasa diferenciación. No obstante, algunas especies de las grandes algas pardas muestran una organización bastante diferenciada. Poseen sólidos órganos de sujeción que las fijan a las rocas, largas estructuras flexuosas en forma de tallo, y una porción extendida en forma de limbo. Algunos de estos vegetales muestran una considerable diferenciación en sus tejidos que recuerda mucho a la propia de los vegetales superiores. Pero carecen de sistemas de tejidos bien desarrollados y especialmente carecen del xilema y del floema del tejido vascular. Debido a la estructura relativamente sencilla de los tejidos y a la ausencia de un sistema vascular bien desarrollado, se dice que el cuerpo vegetal constituye un talo.

Reproducción. La reproducción sexual o gamética de las algas es fundamentalmente análoga a la del lirio. Los gametos se originan en el interior de gametangios, y en las algas estos gametangios son frecuentemente unicelulares. Incluso cuando cierto número de células del gametangio están organizadas constituyendo una estructura más elaborada que la representada por una sola célula, no existe ninguna cubierta estéril que las recubra.

En algunas algas los gametos parecen ser semejantes en tamaño, comportamiento y estructura, por lo que se les denomina ***isogametos.*** Su fusión o conjugación recibe el nombre de ***isogamia.*** En otras algas los gametos son desiguales tanto en tamaño como en motilidad, comportamiento y estructura, denominándoseles ***heterogametos.*** Su unión se considera generalmente como fecundación, y recibe el nombre de ***heterogamia*** u ***oogamia.*** Generalmente, en la heterogamia el gameto más pequeño y móvil se denomina microgameto o espermatozoide, y el mayor e inmóvil macrogameto o huevo.

Sea cual fuere la naturaleza de los gametos que se han fusionado, el producto de su fusión es un cigoto, y su número de cromosomas es doble (diploide) del de cada uno de los gametos (haploide). El cigoto diploide puede crecer inmediatamente originando un nuevo vegetal o constituir una célula en reposo. Es corriente designar al cigoto en reposo formado por la fusión de isogametos por ***cigospora*** y al cigoto en reposo procedente de la fusión de heterogametos por ***oospora.***

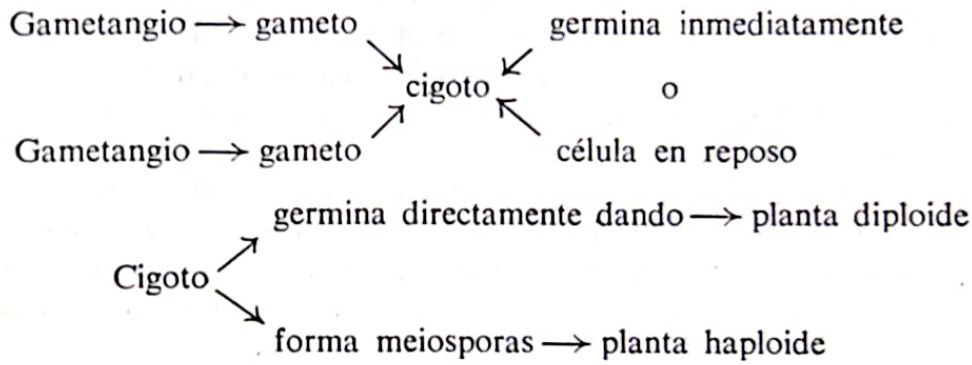
Mientras que la fusión de los gametos, junto con la duplicación del número de cromosomas (en el cigoto), es un rasgo de la reproducción sexual, el otro es

Escaneado con CamScanner

la meiosis, con la reducción del número de cromosomas (en las meiosporas resultantes).

Cuando el cigoto sufre la meiosis, con producción de las meiosporas, la división se denomina ***meiosis cigótica.*** Si la meiosis queda retrasada hasta algún estadio posterior del desarrollo dentro del ciclo vital del vegetal (algas), la división se denomina ***meiosis intermedia.***

A la meiosis cigótica va aparejado el crecimiento subsiguiente de una o más de las meiosporas para producir vegetales haploides, mientras que la germinación y el crecimiento de un cigoto no reducido determina la aparición de una planta diploide.



La reproducción asexual o vegetativa es común en las algas. Ni la fusión de células ni la reducción del número de cromosomas intervienen en ella. En las algas unicelulares, una división mitótica sencilla del núcleo, acompañada de la división celular daría lugar a dos células. En algunas algas, especialmente las largas y filamentosas, tiene lugar la ***fragmentación*** o ruptura del filamento, comportándose cada uno de los nuevos fragmentos así originados como si se tratase del filamento más largo a partir del cual se originaron. Un método algo más elaborado de reproducción asexual es la formación de esporas asexuales de varios tipos. Estas esporas difieren de las meiosporas en que no se han formado a consecuencia de la meiosis, sino que contienen exactamente el mismo número de cromosomas y la misma dotación cromosómica que la célula madre de la que proceden. En muchas algas se forman esporas asexuales móviles, denominadas ***zoosporas,*** mientras que otras son inmóviles.

Clasificación. La separación de las algas en diferentes grupos está determinada en gran medida por los caracteres fisiológicos de las células vegetativas y por el comportamiento de las células reproductoras. Dos caracteres celulares importantes son los pigmentos presentes y la naturaleza de las reservas alimenticias. El tipo de reproducción y el comportamiento de las células reproductoras son igualmente importantes para la clasificación de las algas. En la presente descripción de las algas consideraremos brevemente cinco de las siguientes divisiones:

Escaneado con CamScanner

División 1. Clorofitas.
División 2. Euglenofitas.
División 3. Pirrofitas.
División 4. Crisofitas.
División 5. Feofitas.
División 6. Cianofitas.
División 7. Rodofitas.

CLOROFITAS

Caracteres generales. Las clorofitas o algas verdes tienen los pigmentos fotosintéticos localizados en cloroplastos, y el alimento de reserva es generalmente el almidón. La reproducción gamética es común dentro de la división y las células móviles, tanto zoosporas como gametos, presentan generalmente dos o cuatro flagelos en forma de látigo de igual longitud. La mayoría de las algas verdes son formas de agua dulce, pero algunos órdenes, como las Ulvales y Sifonales, son predominantemente marinas.

Forman una especie de espuma verdosa sobre la superficie de las aguas estancadas tranquilas o bien crecen firmemente sujetas a rocas sumergidas, trozos de madera, etc., en cursos de agua rápidos o en las riberas de los lagos. Aunque la mayoría son acuáticas, algunas viven en ambientes terrestres húmedos, tales como el suelo húmedo y los lados umbríos de rocas y árboles.

Las algas verdes presentan una considerable amplitud de variación en lo que se refiere a la forma y estructura del cuerpo vegetal. Muchos de los miembros inferiores de la división son plantas unicelulares (figs. 15-1, 15-13).

Las clorofitas están caracterizadas por tener un núcleo bien definido semejante al de las plantas superiores. Poseen cloroplastos y, generalmente, pirenoides. Los cloroplastos de muchas de estas algas son relativamente grandes y presentan diversas formas características. El proceso de elaboración de hidratos de carbono se realiza en las algas verdes como en las plantas superiores y no existe en principio ninguna razón para suponer que sea diferente. Frecuentemente, el almidón se acumula alrededor de los ***pirenoides***, característicamente redondeados, y estos cuerpos proteicos se cree que están íntimamente asociados con la elaboración del almidón. Las vacuolas se hallan presentes en el citoplasma de muchas clases de algas verdes, y algunas de ellas, por lo menos, son contráctiles. Diversas formas primitivas presentan asimismo una mancha ocular (fig. 15-1).

Reproducción asexual. En algunas especies filamentosas de algas verdes existe una tendencia a la fragmentación, por parte de los largos filamentos, en células aisladas o en trozos cortos formados por escaso número de células. Tales fragmentos pueden crecer, dando lugar de nuevo a filamentos largos. En otras especies la fragmentación original de la colonia puede tener lugar a consecuencia de daños o de la acción mecánica de las corrientes de agua. La formación de varias clases de esporas (zoosporas, aplanosporas) o de gametos puede causar la ruptura de células y la fragmentación del filamento o colonia.

Escaneado con CamScanner

El método más común de reproducción asexual es mediante la formación de ***zoosporas.*** Éstas se forman generalmente en células vegetativas morfológicamente iguales a las otras células del filamento denominadas zoosporangios. Dentro de cada zoosporangio pueden formarse una o más zoosporas. No obstante, si se origina más de una, el número es algún múltiplo de dos (4, 8, 16).

Frecuentemente se forman esporas inmóviles denominadas ***aplanosporas,*** consideradas por algunos como zoosporas abortivas en las que falta el estadio móvil. Las aplanosporas con membranas muy engrosadas se denominan frecuentemente hipnosporas. Las células vegetativas pueden engrosar sus membranas y pasar por fases de reposo análogamente a las esporas pero se distinguen fácilmente de éstas por el hecho de que la membrana nuevamente formada alrededor del protoplasto se fusiona con la membrana de la célula madre. Reciben el nombre de ***acinetos*** y, a diferencia de la aplanospora, el acineto no se considera que sea una zoospora modificada, sino más bien una especialización directa de una célula vegetativa.

Reproducción sexual. La unión gamética está muy difundida entre las clorofitas. En el caso más primitivo tiene lugar la fusión de gametos móviles semejantes. En las algas que presentan la isogamia, es imposible establecer distinciones morfológicas entre los gametos. Se supone que la isogamia conduce a un tipo de reproducción gamética en la que ambos gametos son móviles pero pueden diferir por el tamaño, denominándose ***anisogamia.*** La anisogamia, a su vez, conduce a la oogamia, en la cual se realiza la fusión entre un gameto móvil pequeño y otro grande inmóvil. La isogamia, anisogamia y oogamia representan una serie de complejidad creciente en la reproducción sexual. Si los gametos que se fusionan proceden de la misma planta madre (talo), la especie es ***homotálica,*** pero si los gametos proceden de dos filamentos diferentes, la especie es ***heterotálica.***

Los cigotos resultantes de la fusión gamética o singamia pueden tener la membrana delgada o gruesa. Los cigotos de membrana delgada germinan al cabo de poco tiempo, mientras que los que la poseen gruesa pueden permanecer en reposo durante mucho tiempo antes de iniciar la germinación. Muy frecuentemente, los cigotos de membrana gruesa sufren la meiosis durante la germinación (meiosis cigótica). Los cigotos de membrana delgada, al germinar, originan frecuentemente nuevas células por mitosis seguida de división celular y sin reducción en el número de cromosomas.

Orígenes y evolución. El interés biológico de las algas verdes estriba en el carácter primitivo del grupo. Presentan muchos caracteres estructurales y métodos de reproducción primitivos. Aunque los géneros y especies actuales no sean probablemente idénticos a los antecesores de las algas verdes superiores, los cuerpos vegetales sencillos de las actuales formas inferiores pueden ser muy semejantes a las clases que aparecieron en períodos geológicos anteriores. Se supone que existió un tronco primitivo común a partir del cual evo-

Escaneado con CamScanner

lucionó toda la vida vegetal. Es posible que todo el complejo y variado despliegue de las plantas actuales pueda haberse originado a partir de formas relativamente sencillas semejantes a algunas de las algas verdes inferiores. Las formas móviles unicelulares y los tipos coloniales no especializados son los que generalmente se consideran como puntos de partida de las algas verdes superiores. La evolución se realiza generalmente desde las formas inferiores a las filamentosas.

Clasificación de las algas verdes. Las clorofitas pueden dividirse adecuadamente en cierto número de grupos menores con categoría de orden, nueve de los cuales serán considerados aquí.

Volvocales

Características generales. El orden Volvocales es interesante por cuanto sus miembros son formas primitivas de la vida vegetal acuática. Todos son formas móviles unicelulares o coloniales, presentando las colonias formas determinadas pero nunca filamentosas (figs. 15-1, 15-3, 15-4). La reproducción asexual se realiza por división celular y la reproducción sexual puede ser isógama, anisógama u oógama.

Los miembros unicelulares del grupo ofrecen particular interés, puesto que representan las plantas verdes vivientes más primitivas. Se cree que son muy semejantes a las formas a partir de las cuales se originaron las plantas verdes muy al principio en la historia de la tierra. Las formas vegetativas que presentan los miembros de este orden son diversas, variando desde células sencillas a colonias integradas por millares de células. Una colonia es un grupo de células cada una de las cuales es fisiológicamente independiente de las demás, si bien mecánicamente se mantienen juntas, generalmente por medio de una matriz gelatinosa.

Volvocales unicelulares. *Chlamydomonas* es el miembro unicelular mejor conocido de las Volvocales. Se halla ampliamente difundido en el agua dulce y en los suelos húmedos. El contorno de la célula vegetativa es redondeado, elipsoidal o piriforme. La motilidad corre a cargo de dos flagelos de igual longitud, que son más largos que la célula y están implantados en el extremo anterior de la misma (figs. 15-1, 15-2). En su interior se halla presente una mancha ocular roja, además del núcleo y del citoplasma, con un cloroplasto en forma de copa situado cerca de la periferia en la parte posterior de la célula. Se hallan

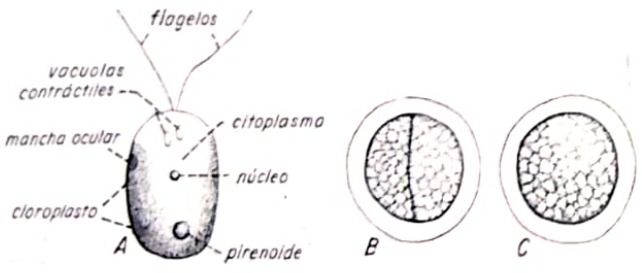


FIG. 15-1. *Chlamydomonas*. *A*, en estado vegetativo; *B*, célula en división; *C*, célula en reposo. *(Dibujado por Christian Hildebrand.)*

presentes un pirenoide y una o más vacuolas contráctiles.

La *reproducción asexual* se realiza mediante la división longitudinal del contenido de la célula madre en dos, cuatro u ocho protoplastos hijos contenidos dentro de la membrana original de la célula madre. Los protoplastos recién formados desarrollan una membrana y un aparato neuromotor propios antes de quedar libres. Sin estas células hijas no llegan a escaparse (especialmente en el caso de formas que viven en el suelo); puede originarse el estadio de ***palmella,*** en la cual las divisiones continuadas pueden determinar la producción de algunos centenares de células.

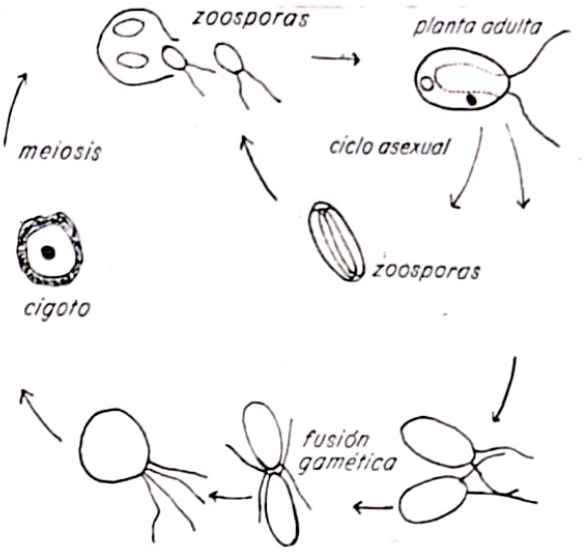


FIG. 15-2. *Chlamydomonas.* Diagrama representativo de su ciclo vital.

La *reproducción sexual* puede consistir en la fusión de gametos de una sola célula madre (homotálica) o de dos células madres (heterotálica). Los gametos pueden ser semejantes o no, presentándose los tipos isógamo, anisógamo y oógamo de reproducción gamética. El cigoto engruesa su pared y atraviesa por un período de reposo o letargo, bien inmediatamente después de la fecundación, o quizás algunos días más tarde. La división del cigoto en el momento de la germinación es meiótica, formándose generalmente cuatro esporas, las cuales se separan, comportándose como plantas haploides adultas (fig. 15-2).

Volvocales coloniales. Las células de las Volvocales coloniales están dispuestas en forma de disco o bien como una esfera hueca. Las células vegetativas de la colonia son semejantes a las células individuales de *Chlamydomonas*, y son todas biflageladas. Todas las colonias poseen un número definido de células, las cuales están dispuestas según tipos definidos ***(cenobios).*** Tres géneros —*Pandorina* (fig. 15-3), *Eudorina* y *Volvox* — pueden representar fácilmente tres líneas evolutivas de desarrollo: 1) aumento del número de células de la colonia; 2) especialización de ciertas células para la reproducción, y 3) paso de la isogamia a la oogamia. *Volvox* es la más compleja de todas las formas coloniales, mostrando un considerable progreso en relación con las Volvocales más sencillas y primitivas.

Volvox. *Características generales.* Las colonias de *Volvox* son esféricas y aproximadamente del tamaño de la cabeza de un alfiler pequeño. La colonia puede llegar a estar formada por cincuenta mil células, las cuales están dispuestas en una sola capa dentro de la matriz gelatinosa que presta consistencia a la colonia. Algunas especies tienen las células juntas, unidas por filamentos protoplas-

Escaneado con CamScanner

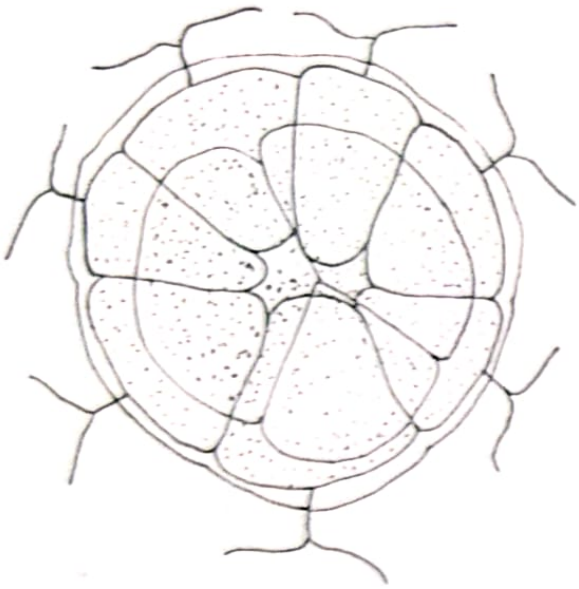


FIG. 15-3. *Pandorina*. Diagrama de una colonia.

máticos (fig. 15-4, *B*). Las células están diferenciadas, interviniendo en la reproducción únicamente algunas de ellas.

Reproducción asexual. De las muchas células de una colonia de *Volvox*, sólo unas pocas se diferencian como células reproductoras asexuales: son las denominadas ***gonidios.*** Un gonidio se divide para producir cierto número de células hijas, todas las cuales permanecerán juntas, formando una nueva colonia (fig. 15-4, *F*), pero como quiera que un cierto número de gonidios se dividen al mismo tiempo, se forman varias colonias nuevas simultáneamente. Después de que ha cesado la división, la joven colonia se vuelve a sí misma del revés por inversión a través de un pequeño poro, o abertura, el ***fialóporo.*** Pronto desarrolla flagelos y más tarde se escapa de la colonia madre.

Reproducción sexual. En el género *Volvox* la reproducción sexual es oógama. Los gametos están muy diferenciados: los femeninos o huevos, son inmóviles y mucho mayores que los masculinos, o espermatozoides, que son móviles. Algunas especies son homotálicas, produciéndose todos los gametos dentro de una misma colonia, mientras que otras son heterotálicas.

Los gametos se forman en el interior de células especializadas de la colonia denominadas gametangios (fig. 15-4, *G*). El contenido del gametangio masculino, o anteridio, se divide muchas veces para dar lugar en la madurez a los pequeños espermatozoides biflagelados. El contenido del gametangio femenino, u oogonio, no se divide, pero aumenta de tamaño, convirtiéndose en un huevo. La fecundación del huevo por un solo espermatozoo móvil determina la producción del cigoto, el cual desarrolla una membrana gruesa, frecuentemente estrellada, y atraviesa por un período de reposo (fig. 15-4, *H*). Al germinar, las primeras divisiones son meióticas, originándose de este modo una nueva colonia de células haploides.

Significación de las Volvocales. En primer lugar, las algas son interesantes por cuanto constituyen un grupo primitivo y representan un posible punto de partida para la evolución de todas las plantas verdes. Formas como *Chlamidomonas* son importantes porque muestran la estructura celular de las plantas unicelulares primitivas. La célula clamidomónada ha sido estudiada particularmente porque se considera como básica en la evolución de las estructuras vegetativas.

Escaneado con CamScanner

TETRASPORALES

Características generales. Las algas pertenecientes a este orden están constituidas en su mayor parte por células unidas en colonias no filamentosas, que pueden presentar una forma definida o pueden ser más o menos amorfas. Unos pocos géneros tienen células aisladas. Las células vegetativas son inmóviles, aunque en determinados momentos se metamorfoseen pasando a un estado móvil flagelado.

Algunas, como *Tetraspora* y *Palmella* (fig. 15-5), aparecen formando colonias gelatinosas extensas en aguas dulces tranquilas. Las células vegetativas de

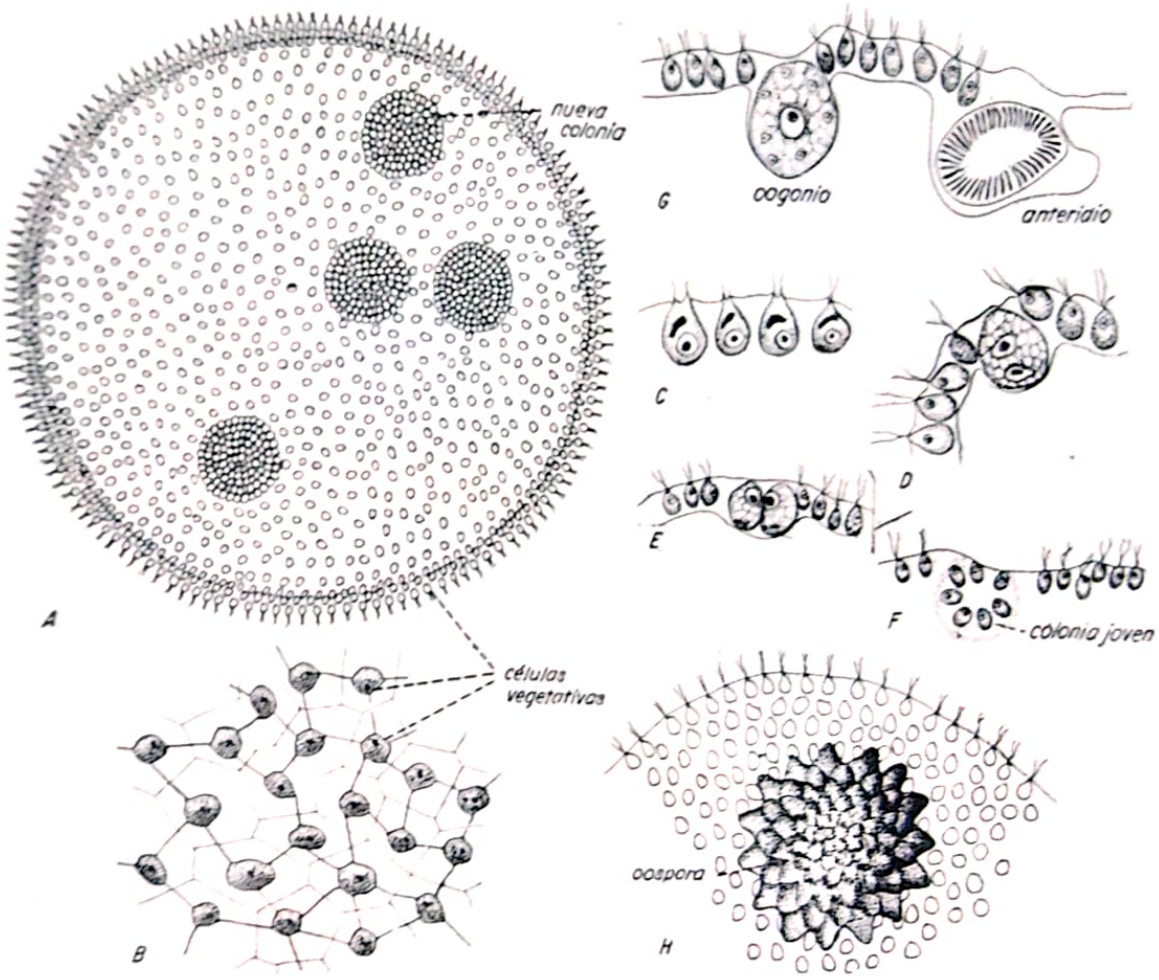


FIG. 15-4. *Volvox*. *A*, colonia vegetativa con cuatro colonias jóvenes; *B*, una parte aumentada mostrando las vainas coalescentes y las conexiones citoplasmáticas de célula a célula; *C-H*, secciones de partes de colonias; *C*, células vegetativas; *D-F*, comienzos de la reproducción asexual por formación de nuevas colonias; *D*, célula vegetativa aumentada; *E*, célula semejante a *D*, después de la primera división; *F*, ulteriores divisiones para formar una joven colonia en el interior de la colonia madre; *G*, representación de un anteridio con espermatozoides y de un oogonio con un huevo; *H*, oospora verrugosa resultante de la fecundación de un huevo por un espermatozoide. *(A, B y H por Helen D. Hill.)*

Escaneado con CamScanner

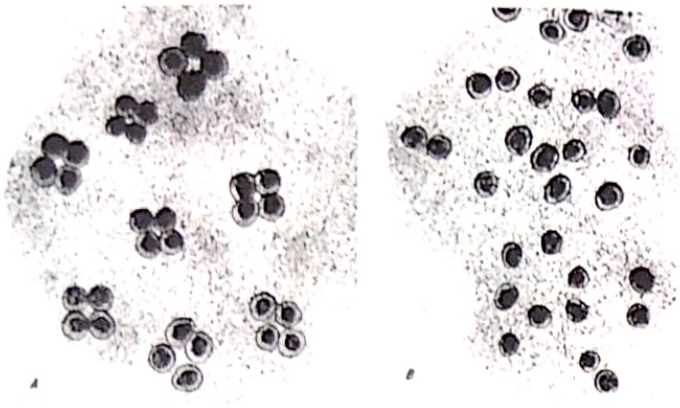


FIG. 15-5. *A, Tetraspora; B, Palmella;* ambas con células embebidas en una matriz gelatinosa, mostrando *Tetraspora* la agrupación tetracelular característica. *(Dibujado por Helen D. Hill.)*

Tetraspora llevan dos largas formaciones citoplasmáticas denominadas pseudocilios, que pueden no extenderse más allá de la matriz gelatinosa acuosa de la colonia.

Palmella, en cambio, carece de tales extensiones citoplasmáticas.

El estado vegetativo típico de estos géneros se asemeja al estadio temporal de palmella que se encuentra ocasionalmente en los miembros unicelulares de las Volvocales.

Por la mencionada razón, ambos órdenes se consideran estrechamente emparentados.

El género *Tetraspora,* como su nombre indica, está caracterizado por la tendencia de sus células vegetativas a constituir grupos de cuatro células dentro de la matriz de la colonia. Sin embargo, en muchas colonias, las células están irregularmente distribuidas. Además de la colonia suelta, gelatinosa del tipo palmella, algunos géneros forman colonias ramificadas, dendroides o arborescentes. Todavía hay otras clases que viven como individuos aislados fijos, como epifitas, a plantas acuáticas de mayor tamaño.

Reproducción asexual. La reproducción asexual se realiza por medio de zoosporas, aplanosporas o acinetos. En casi cualquier momento de la vida de una colonia, sus células vegetativas pueden convertirse en células móviles, como zoosporas biflageladas. Estas zoosporas se escapan de la matriz colonial y nadan alrededor durante corto tiempo hasta que se vuelven inmóviles y segregan una nueva matriz gelatinosa. El crecimiento de las antiguas y nuevas colonias continúa mediante la división celular.

Reproducción sexual. La reproducción sexual se realiza por medio de gametos biflagelados. El protoplasto de una célula vegetativa se divide para formar cuatro u ocho gametos piriformes. Las colonias pueden ser diferentes en cuanto al sexo, produciendo unas gametos masculinos y femeninos otras, aun cuando no existan diferencias en el tamaño. La reproducción sexual es, por consiguiente, anisógama. Los gametos huyen de la matriz y se fusionan para formar cigotos que conservan generalmente su movilidad durante corto tiempo antes de iniciar el reposo. En el momento de producirse la germinación del cigoto, se producen cuatro u ocho células inmóviles (aplanosporas), las cuales, mediante divisiones adicionales, originan una nueva colonia.

Escaneado con CamScanner

ULOTRICALES

Características generales. La mayoría de los miembros de aproximadamente 80 géneros de Ulotricales son algas de agua dulce. No obstante, varios géneros incluyen formas tanto de agua dulce como de agua salada, y algunos otros presentan una distribución exclusivamente marina. Las Ulotricales se consideran como algas verdes típicas y viven en diversas condiciones. Algunas se encuentran en aguas frías, corrientes, otras en aguas tranquilas. Otras son epífitas sobre plantas acuáticas mayores y unas pocas viven dentro de los tejidos de otros vegetales. La mayoría de las especies permanecen sujetas a alguna clase de substrato y en muchos géneros existe una especialización de la célula basal para formar un ***órgano de sujeción.***

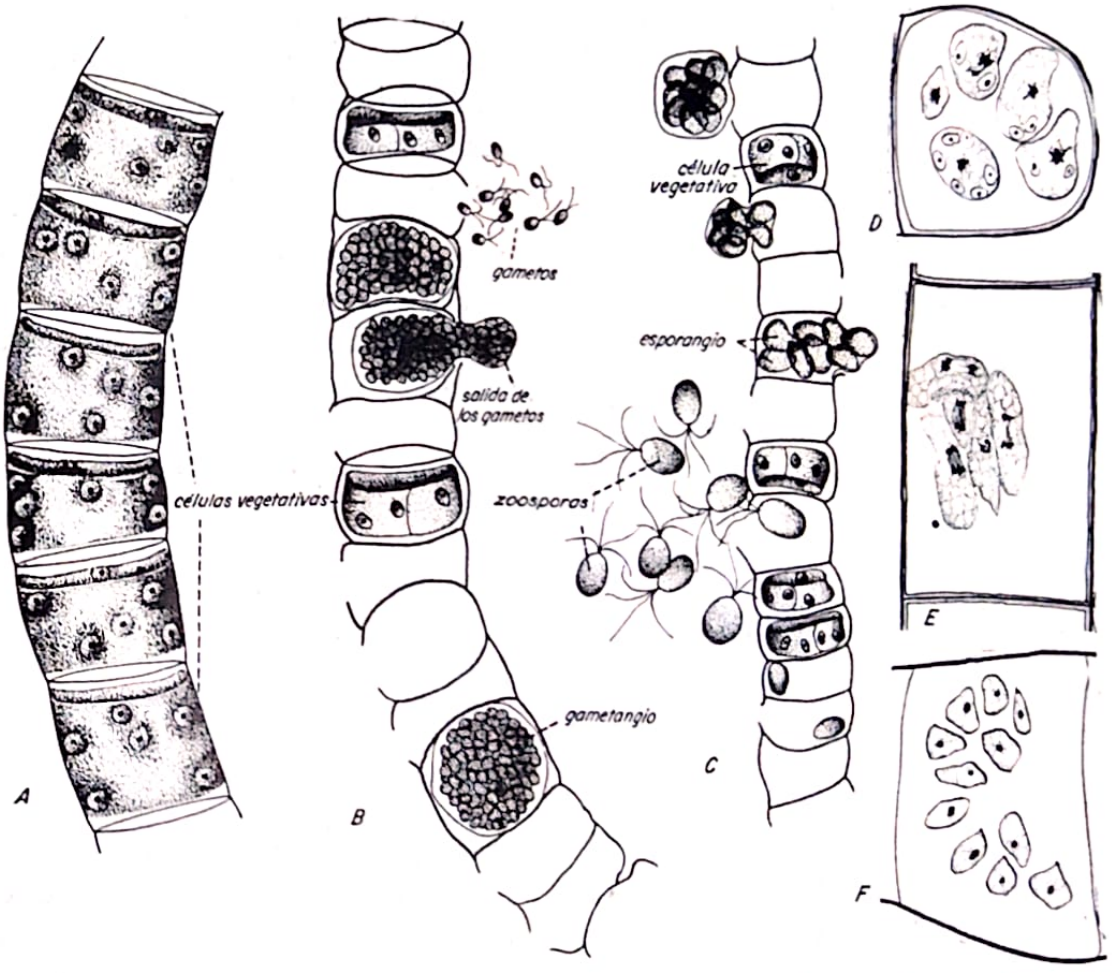


FIG. 15-6. *Ulothrix*. *A*, parte de un filamento en el que se observa el cloroplasto parietal con numerosos pirenoides; *B*, reproducción sexual, formación de gametos y liberación de los mismos; *C*, reproducción asexual; *D-F*, formación de zoosporas; *D*, el contenido celular se fragmenta en masas de citoplasma, que contienen núcleos y pirenoides; *E*, división de los núcleos; *F*, zoosporas. *(A-C dibujado por Christian Hildebrandt.)*

Escaneado con CamScanner

FIG. 15-7. Filamento ramificado de *Chaetophora*.

Las Ulotricales tienen células uninucleadas, generalmente con un solo cloroplasto parietal laminar. Presentan una considerable diversidad de formas que oscilan desde filamentos no ramificados hasta formas filamentosas predominantemente ramificadas (fig. 15-7). En unas pocas especies el cuerpo vegetal es un talo discoidal (fig. 15-9), y en una, *Protococcus* (fig. 15-8), es unicelular.

La ramificación representa un desarrollo más avanzado que el de las formas filamentosas no ramificadas. Frecuentemente las formas ramificadas presentan el cuerpo vegetal dividido en una parte rastrera y otra erguida o vertical, a lo que se da el nombre de ***heterotriquia.*** Se reproducen asexualmente por medio de zoosporas tetraflageladas, y algunos géneros, como *Ulothrix*, forman tanto macrozoosporas como microzoosporas. Las aplanosporas y los acinetos no son raros. La reproducción sexual se da regularmente, pudiendo variar desde la isogamia a la oogamia. Algunos géneros, incluyendo a *Ulothrix* (figura 15-6), tienen un ciclo vital que muestra una alternancia entre una planta haploide pluricelular y otra diploide unicelular. Pero, por lo menos en unos pocos géneros, ambas generaciones son pluricelulares.

Ulothrix. *Estructura celular.* *Ulothrix* es un género bien conocido de tipo filamentoso no ramificado. Se le encuentra generalmente en aguas tranquilas o corrientes. El filamento está constituido por célu-

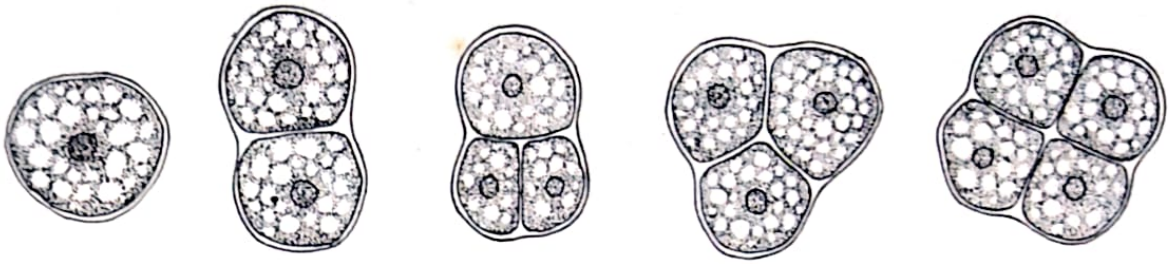


FIG. 15-8. *Protococcus*. Célula aislada y células reunidas en colonias de dos tres y cuatro células, cada célula presenta un núcleo y el citoplasma vacuolar.

las cilíndricas unidas por sus extremos. Cada célula consta de una membrana y protoplasto con un único núcleo y un cloroplasto parietal en forma de banda o de placa, curvado, que le permite adaptarse al contorno redondeado de la célula (figura 15-6, *A*). Generalmente se encuentran en el cloroplasto uno o más pirenoides.

Reproducción asexual. La reproducción asexual, como en los demás miembros del orden, se realiza mediante la formación de zoosporas. Éstas son de dos clases, grandes y pequeñas, denominadas ***macrozoosporas*** y ***microzoosporas.*** Se forman en esporangios separados, con 1, 2, 4 u 8 macrozoosporas por esporangio de un tipo y 16 a 32 microzoosporas por esporangio del otro tipo. Las zoosporas se forman por divisiones repetidas del protoplasto del esporangio (fig. 15-6, *C*). Cada zoospora está formada por una célula del tipo característico de las células vegetativas móviles de las Volvocales, con un protoplasto rodeado por una membrana delgada y provisto de cuatro flagelos. El protoplasto consta de un núcleo, citoplasma, un cloroplasto y un plastidio que contiene un pigmento rojo, conocido como la mancha ocular. Cuando las zoosporas alcanzan la madurez, huyen del esporangio a través de una ruptura de la membrana. Después de haber salido, cada zoospora nada rápidamente durante un corto período y des-

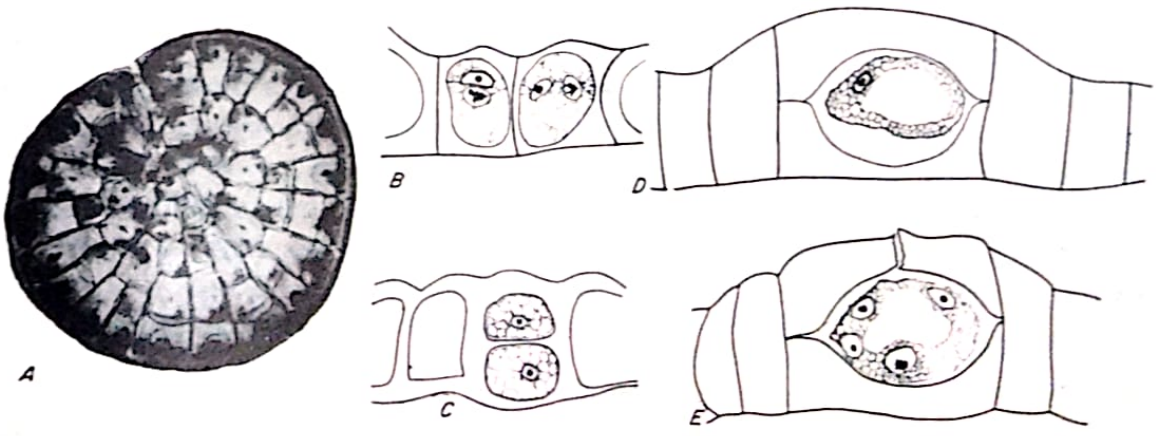


FIG. 15-9. *Coleochaete*. *A*, cuerpo vegetativo consistente en una placa de células; *B-E*, secciones transversales del talo; *B*, células vegetativas; *C*, anteridio: *D* y *E*, oogonios.

Escaneado con CamScanner

pués entra en reposo, pierde sus flagelos, se fija a algún substrato apropiado y desarrolla una nueva planta.

En algunas especies, cuando las zoosporas no quedan libres de la célula madre, pueden segregar una membrana y convertirse en aplanosporas. Ordinariamente estas aplanosporas germinan más tarde dentro de la membrana de la célula madre. Bajo otras circunstancias, en condiciones generalmente desfavorables para el crecimiento, las células vegetativas forman aplanosporas de membranas gruesas. Al volver las condiciones favorables para el cercimiento, las esporas germinan formando protoplastos hijos, los cuales, en algunos casos funcionan como zoosporas y finalmente reproducen los filamentos vegetativos.

Reproducción sexual. La reproducción sexual es isógama y comprende la formación de pequeños isogamentos biflagelados. Éstos, igual que las zoosporas, se forman por la división repetida del protoplasto de una célula vegetativa, la cual se convierte de este modo en un gametangio que produce de 32 a 64 gametos (fig. 15-6, *B*). Después de su salida del gametangio, dos gametos procedentes de diferentes filamentos se fusionan para dar lugar al cigoto. Éste sigue siendo móvil por algún tiempo después de su formación, pero pronto se convierte en una célula en roposo y luego germina (las primeras divisiones son meióticas) para formar varias zoosporas, cada una de las cuales da lugar a una nueva planta.

En éste y en otros varios géneros con reproducción isógama de este tipo, la semejanza de los gametos con las zoosporas sugiere que la reproducción sexual pueda haberse originado por la fusión accidental de zoosporas como respuesta a condiciones ambientales desfavorables. Las ventajas del cigoto resultante asegurarían la continuación del proceso. No es imposible que la sexualidad se originase de este modo en más de un orden de las algas verdes.

Protococcus. Esta alga vive en lugares húmedos, en los árboles, cercas antiguas, muros de piedra y en otros lugares análogos. Generalmente, las plantas son simples células esféricas que se presentan como células aisladas o bien en pequeñas masas compactas o grupos formados por tres o más células (fig. 15-8). En ocasiones, cuando están sumergidas en el agua, las divisiones celulares pueden continuar hasta que muchas células forman una colonia y llegan a formarse ramificaciones irregulares. Debido en buena parte a esta ramificación, que presenta en ciertas condiciones ambientales, *Protococcus* se interpreta como una forma reducida, simplificada. Se cree que originariamente era un alga filamentosa, en la que tanto las estructuras vegetativas como las funciones reproductoras entraron en regresión, puesto que *Protococcus* perdió aparentemente su capacidad para todo tipo de reproducción, salvo la división celular.

Ulvales

Características generales. La estructura celular de algunos géneros de las Ulvales es tan semejante a la propia de las Ulotricales, que muchos botánicos

Escaneado con CamScanner

opinan que estas formas deberían reunirse en un sólo orden. Sin embargo, la mayoría de las especies de este orden son marinas y únicamente unas pocas de ellas pueden encontrarse en aguas salobres o dulces. Las células uninucleadas de los representantes de las Ulvales se dividen según dos o tres planos y producen talos en forma de placas, tubos huecos o cilindros sólidos.

La reproducción asexual es semejante a la de las Ulotricales, con producción de esporas tetraflageladas, y reproducción sexual isógama o anisógama, con producción y fusión de gametos biflagelados.

Cladoforales

Características generales. Las Cladoforales son algas verdes filamentosas, las cuales pueden estar constituidas por filamentos simples o ramificados, compuestos de células cilíndricas en contacto por sus extremos. Las células del filamento son cenocíticas, con numerosos núcleos pequeños y generalmente con un cloroplasto reticulado que rodea al protoplasto. Poseen muchos pirenoides. Algunas especies son marinas, mientras que otras se encuentran exclusivamente en el agua dulce. La reproducción asexual se realiza mediante zoosporas tetraflageladas, aplanosporas o acinetos, mientras que la reproducción sexual es isógama o anisógama.

Cladophora. Algunas especies de *Cladophora* abundan mucho en las aguas someras de lagos y ríos; varias de ellas son marinas. Los vegetales crecen fijos a las rocas y estructuras de madera de varios tipos, como las columnas que soportan los malecones, postes sumergidos y otros substratos, pudiendo alcanzar una longitud de varios centímetros. El cuerpo vegetal es una estructura basta, filamentosa, regularmente ramificada, con numerosas membranas transversales separando los segmentos cenocíticos (fig. 15-10).

La reproducción asexual en *Cladophora* se realiza mediante la producción de numerosas zoosporas pequeñas, uninucleadas y tetraflageladas formadas en los segmentos terminales de los filamentos (fig. 15-10, *B*). Cuando quedan libres, estas células móviles entran pronto en reposo y crecen originando una nueva planta. En *Cladophora*, y géneros relacionados, la reproducción asexual se realiza asimismo mediante la formación de acinetos.

Cladophora es isógama y heterotálica, con producción de numerosos gametos pequeños biflagelados que se fusionan por parejas para formar cigotos diploides. El cigoto germina poco después de su formación, y la división del núcleo del cigoto es mitótica, formando directamente una planta $2N$.

Investigaciones citológicas indican que *Cladophora* tiene formas vegetativas alternantes con números definidos de cromosomas haploides y diploides. La planta diploide se desarrolla a partir del cigoto diploide y produce zoosporas haploides como resultado de divisiones meióticas. Las plantas haploides que se desarrollan a partir de zoosporas $1N$ producen gametangios que contienen iso-

Escaneado con CamScanner

FIG. 15-10. *Cladophora*. *A*, células terminales de un filamento vegetativo con numerosos pirenoides y núcleos; *B*, parte de un filamento con numerosas zoosporas en cada célula. *(Dibujos por Helen D. Hill.)*

gametos 1*N*. Los gametos de diferentes talos se fusionan para formar cigotos con 2*N*, completando el ciclo.

OEDOGONIALES

Características generales. Existen únicamente tres géneros dentro de este orden, y *Oedogonium* es el único que posee filamentos no ramificados (fig. 15-11). Viven en aguas tranquilas, generalmente fijas a otros vegetales, así como sobre las hojas y pecíolos de los nenúfares y plantas acuáticas semejantes. El rasgo característico sobresaliente de este orden es la manera peculiar de presentar los flagelos de las células móviles. Los numerosos flagelos de todas las células reproductoras, es decir, las zoosporas, las androsporas y los gametos masculinos, están implantados formando un anillo o «corona» en el extremo anterior de la célula.

La reproducción asexual se realiza mediante zoosporas y la reproducción sexual es siempre oógama, produciendo ciertas especies sus gametos masculinos en las células terminales de filamentos enanos especiales.

Forma, estructura y diferenciación celular. Tanto en los tipos ramificados como en los que no lo están se encuentra una considerable diferenciación celular. Generalmente, la célula basal sirve de órgano de sujeción (fig. 15-11, *A*). Los gametangios se originan en todos los géneros por especialización de células vegetativas. Estas células vegetativas, que presentan un núcleo y un citoplasma bien definidos, se caracterizan por la forma reticulada del único cloroplasto parietal, que contiene un número variable de pirenoides (fig. 15-11). La división celular puede realizarse en cualquier célula del filamento, salvo la basal. Sin embargo, en algunas especies por lo menos, parece que la división celular es mucho más frecuente en las células terminales o casi terminales del filamento. A menudo una célula determinada sufre varias divisiones sucesivas, cada una de las cuales origina un casquete apical hemicelulósico característico. Estos casquetes, debido a las divisiones repetidas del protoplasto, forman una serie de estriaciones en el extremo de la célula (fig. 15-11, *C*).

Escaneado con CamScanner

Reproducción asexual. La reproducción asexual en los géneros de este grupo se realiza mediante la formación de zoosporas. Como ocurre en *Oedogonium*, cualquier célula vegetativa puede convertirse en zoosporangio. En este caso, el protoplasto se redondea, constituyendo una sola zoospora que adquiere la movilidad mediante la característica corona de flagelos de su extremo anterior. La zoospora sale del zoosporangio y nada libremente, conservando su movilidad sólo por corto tiempo. Pronto pasa a la fase de reposo, pierde sus flagelos y crece originando un nuevo filamento. La célula basal forma el órgano de sujeción de la nueva planta.

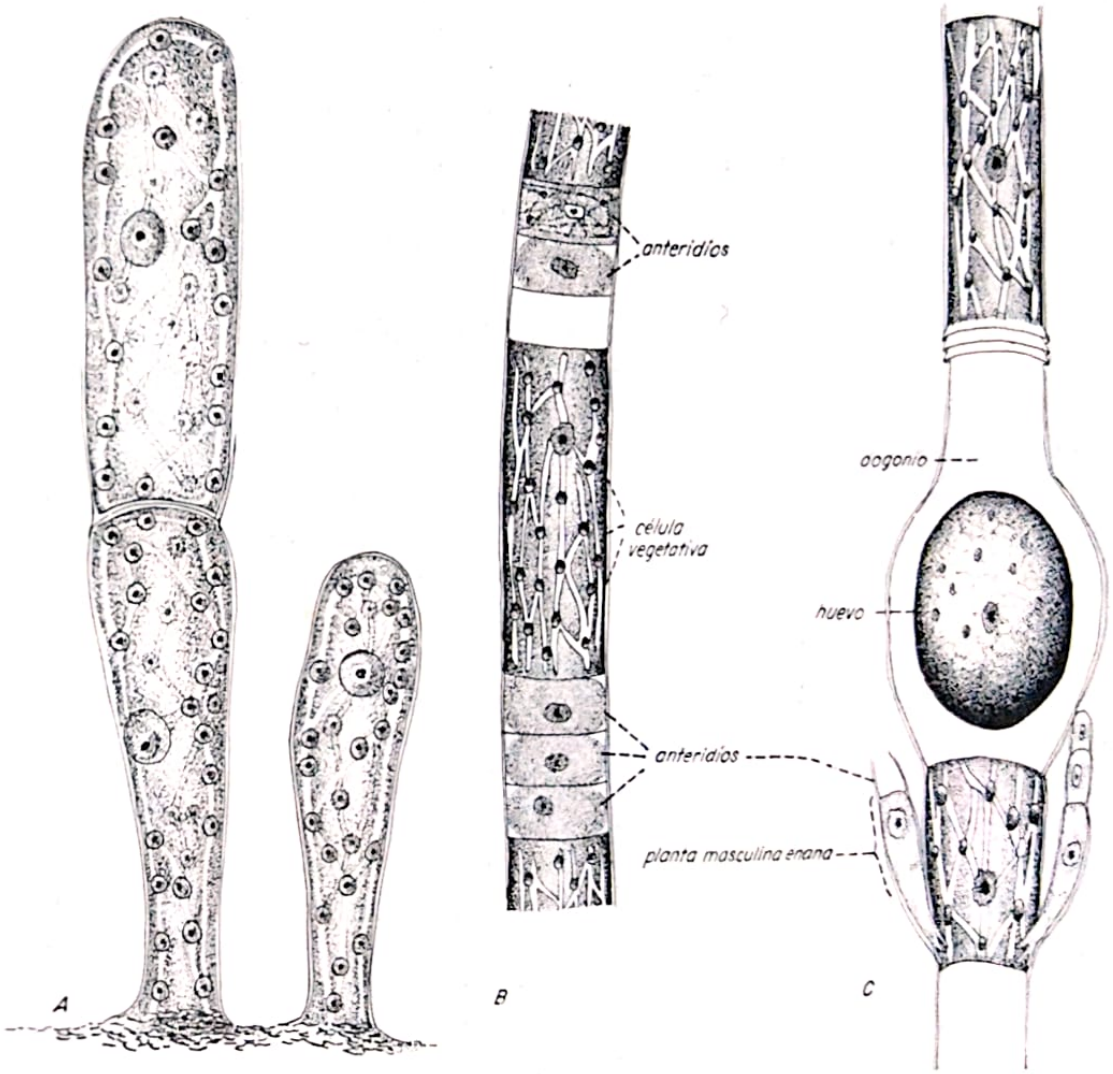


FIG. 15-11. *Oedogonium*. *A*, dos plantas vegetativas jóvenes, una constituida por una sola célula y la otra por dos, mostrando cada una de ellas un solo núcleo grande y numerosos pirenoides en el cloroplasto reticular; las células basales son en ambos casos células de sujeción; B, parte de un filamento macrándrico mostrando el contenido celular de la célula vegetativa y la formación de los anteridios; *C*, parte de un filamento con un oogonio, huevo, célula vegetativa, y dos plantas masculinas enanas, fijadas por debajo del oogonio; la célula terminal de una planta masculina enana se convierte en anteridio. *(A dibujado por Helen D. Hill, B y C por Christian Hildebrandt.)*

Escaneado con CamScanner

Reproducción sexual. La reproducción sexual es oógama, con producción de grandes huevos inmóviles y pequeños espermatozoides móviles. La reproducción sexual puede ser ***macrándrica***, con anteridios producidos en filamentos de buen tamaño, o ***nanándrica***, con anteridios producidos en filamentos especiales cortos. La reproducción sexual puede complicarse además por el hecho de que las especies macrándricas pueden ser homotálicas o heterotálicas. En el género *Oedogonium* (fig. 15-11, *B*, *C*) se dan los tres casos.

En las especies macrándricas, cada anteridio es un corto segmento cilíndrico del filamento, y mientras que el contenido puede producir un solo espermatozoide, más frecuentemente se divide para producir dos espermatozoides móviles. Las plantas masculinas enanas se desarrollan de manera definida a partir de un tipo peculiar de zoospora, denominada ***androspora***, la cual es más pequeña que la zoospora usual y aparentemente asociada de manera definida con la reproducción sexual. Las zoosporas sencillas se forman en androsporangios, los cuales son esporangios especiales formados por división de células vegetativas ordinarias. Son más pequeños que los zoosporangios corrientes y mayores que los anteridios de las especies homotálicas y, en cuanto al tamaño, las androsporas se sitúan entre las zoosporas ordinarias y los gametos. Están provistas de la característica corona de flagelos y son móviles. Cuando quedan libres, nadan hacia los filamentos femeninos, donde se fijan al propio oogonio o bien en sus proximidades. La planta enana masculina se desarrolla a partir de la androspora formando una o más células anteridiales en su extremo y células vegetativas por debajo de éstas. Cada anteridio produce dos pequeños gametos móviles (anterozoides), portadores ambos de la característica corona de flagelos apicales.

Los oogonios son estructuras muy diferenciadas, cada una de ellas se origina a partir de una célula vegetativa por división de la cual se forman dos células, la basal, que se convierte en la célula soporte del oogonio, y la superior, que constituye el oogonio propiamente dicho (fig. 15-11, *C*). El protoplasto del oogonio se convierte en el gameto femenino. El huevo es inmóvil y permanece dentro del oogonio, el cual se rompe en su madurez cerca de la región de la denominada mancha receptiva. El espermatozoide móvil se aproxima al oogonio y es recibido por un poco de protoplasma que sobresale de la mancha receptiva. El gameto masculino penetra en el huevo, y la fecundación se efectúa cuando el núcleo del espermatozoide se fusiona con el del huevo. El cigoto forma una gruesa membrana y se convierte en una célula en reposo.

Germinación del cigoto. A causa de la descomposición o fragmentación del filamento vegetativo, el cigoto en reposo u oosfera queda libre, pero la célula de membrana gruesa no germina hasta al cabo de uno o dos años. La meiosis precede o acompaña a la germinación, formándose cuatro zoosporas haploides, cada una de las cuales puede desarrollarse dando lugar a un filamento maduro adulto.

Escaneado con CamScanner

ZYGNEMATALES

Los miembros de este orden son exclusivamente plantas de agua dulce que gozan de una muy amplia distribución. *Spirogyra*, aunque en muchos aspectos no sea un alga verde típica, es estudiada casi universalmente en los cursos de

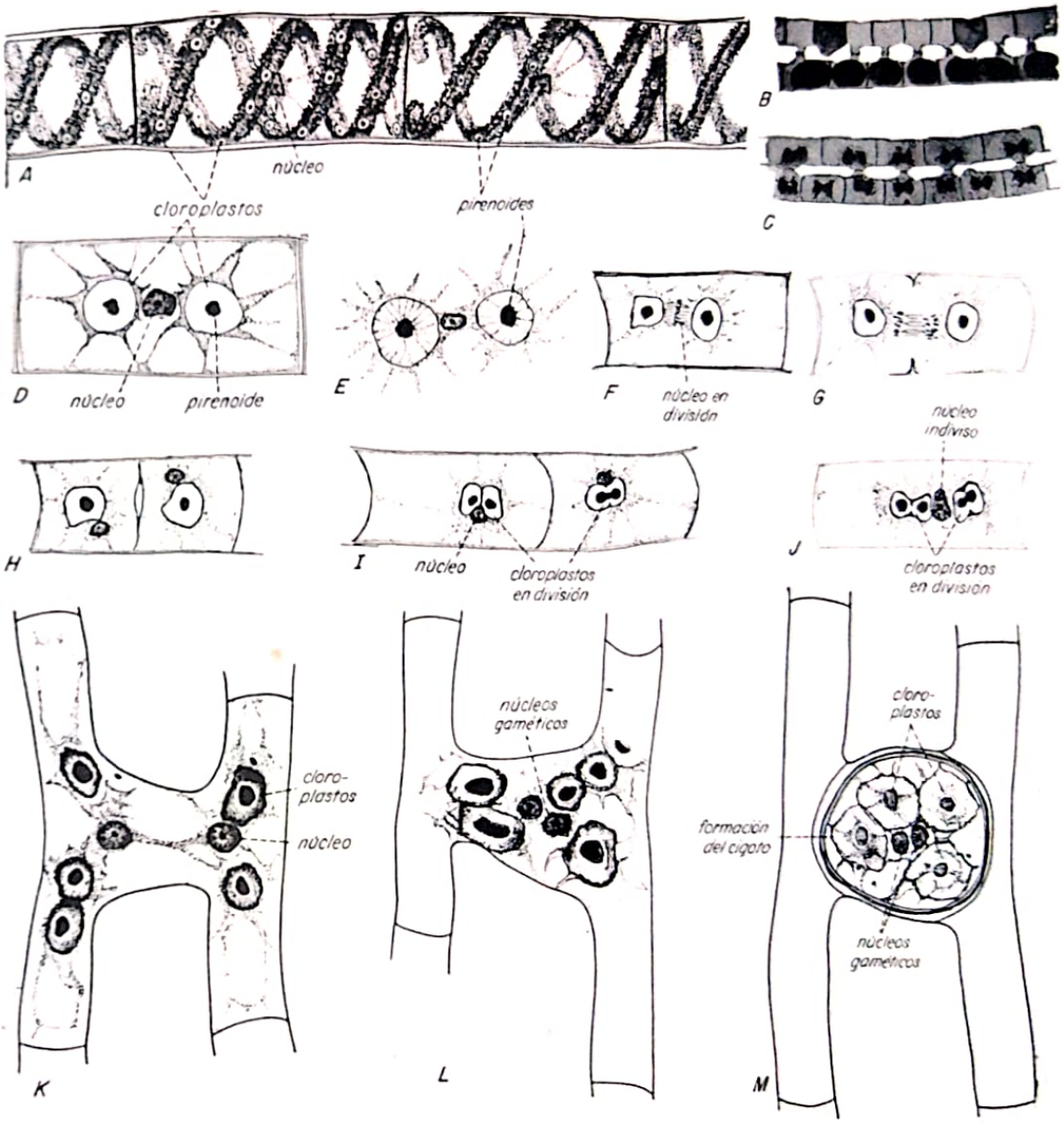


FIG. 15-12. *Spirogyra* y *Zygnema*. *A*, parte de un filamento vegetativo de *Spirogyra*; *B*, *Spirogyra* en conjugación con cigotos elipsoides oscuros; *C*, *Zygnema*, fase inicial de la conjugación; *D-J*, *Zygnema*, detalles de la estructura celular y de la división celular; *D*, célula vegetativa; *E*, estructura de los plastidios; *F-I*, división celular normal, división de los plastidios subsiguiente a la división nuclear; *J*, división anormal, división de los plastidios precediendo a la división nuclear; *K-M*, especies de *Zygnema*, formación del cigoto en el tubo de conjugación.

Escaneado con CamScanner

laboratorio de botánica elemental. Los rasgos más sobresalientes de este orden son la falta total de células con flagelos, siendo la reproducción sexual isógama mediante gametos ameboides.

Los cloroplastos son característicos y están constituidos por tres tipos generales. Algunos están enrollados en espiral y ocupan una posición periférica en la célula (fig. 15-12, *A*). Otros adoptan la forma de una placa axial que se extiende a lo largo de toda la célula, o bien hay dos cloroplastos estrellados uno a continuación del otro (fig. 15-12, *D*).

Los miembros de las Zygnematales no forman cuerpos reproductores asexuales y la reproducción sexual se verifica exclusivamente por medio de isogametos sin flagelos de carácter ameboide. Los gametos suelen denominarse aplanogametos. La unión gamética puede verificarse a través de puentes tubulares entre determinadas células, o bien los gametos pueden salir de los gametangios antes de fusionarse para producir el cigoto. Éste se convierte en una cigospora de paredes gruesas. La división meiótica del protoplasto del cigoto antes de la germinación determina la producción de una, dos o cuatro plantas haploides en el momento de reanudarse el crecimiento.

El orden se divide frecuentemente en dos familias, una que comprende las formas filamentosas y la otra las formas unicelulares.

Formas filamentosas (Zygnematáceas). *Caracteres generales.* Los miembros de esta familia son generalmente plantas filamentosas no ramificadas. Se han citado casos de ramificación, pero nunca llegan a formarse bien las ramas. El filamento está compuesto por células cilíndricas unas a continuación de otras. La mayoría de las especies crecen sin fijarse en las aguas tranquilas, formando masas apretadas que flotan libremente, pero unas pocas especies poseen órganos de sujeción que fijan los filamentos a piedras y a otros objetos en las aguas someras donde pueden prosperar. *Spirogyra* es probablemente el género mejor conocido.

Estructura celular. Las células cilíndricas que componen los filamentos son en general semejantes en todos los géneros, con ligeras diferencias en la disposición de las partes de la célula debidas a la naturaleza de los cloroplastos. Las células de los diversos géneros y especies varían en tamaño. Cada célula consta de una membrana celular y de un protoplasto, con su núcleo, citoplasma y uno o más cloroplastos. En *Spirogyra* el centro de la célula está ocupado por una o más vacuolas. Los cloroplastos de todas las especies son grandes y visibles, mostrando un bello aspecto cuando se observan al microscopio. Cada cloroplasto tiene de uno a varios pirenoides grandes.

Spirogyra, *Zygnema* y *Mugeotia*, los principales géneros de la familia, ilustran las formas de los cloroplastos propios del grupo (fig. 15-12). Los cloroplastos de *Spirogyra* se presentan en forma de bandas espiraladas adosadas a la parte externa de la célula inmediatamente por debajo de la membrana celular. Los extremos de los cloroplastos cintiformes están frecuentemente festoneados. Los pire-

Escaneado con CamScanner

noides se encuentran presentes en cada cloroplasto. El núcleo está localizado generalmente en el centro de la célula, embebido en una masa de citoplasma, de la cual pasan cordones radiales a la región de los pirenoides en los cloroplastos. Los cloroplastos de las células de *Zygnema* son radiales, o en forma de estrella, hallándose en número de dos en cada célula y situados en el centro, con el núcleo embebido en una masa de citoplasma situada entre ellos. El cloroplasto de *Mugeotia* es una banda sencilla plana que ocupa posición axil en la célula.

Crecimiento, división celular y multiplicación asexual. El crecimiento y la división celular no están limitados a ninguna parte particular del filamento.

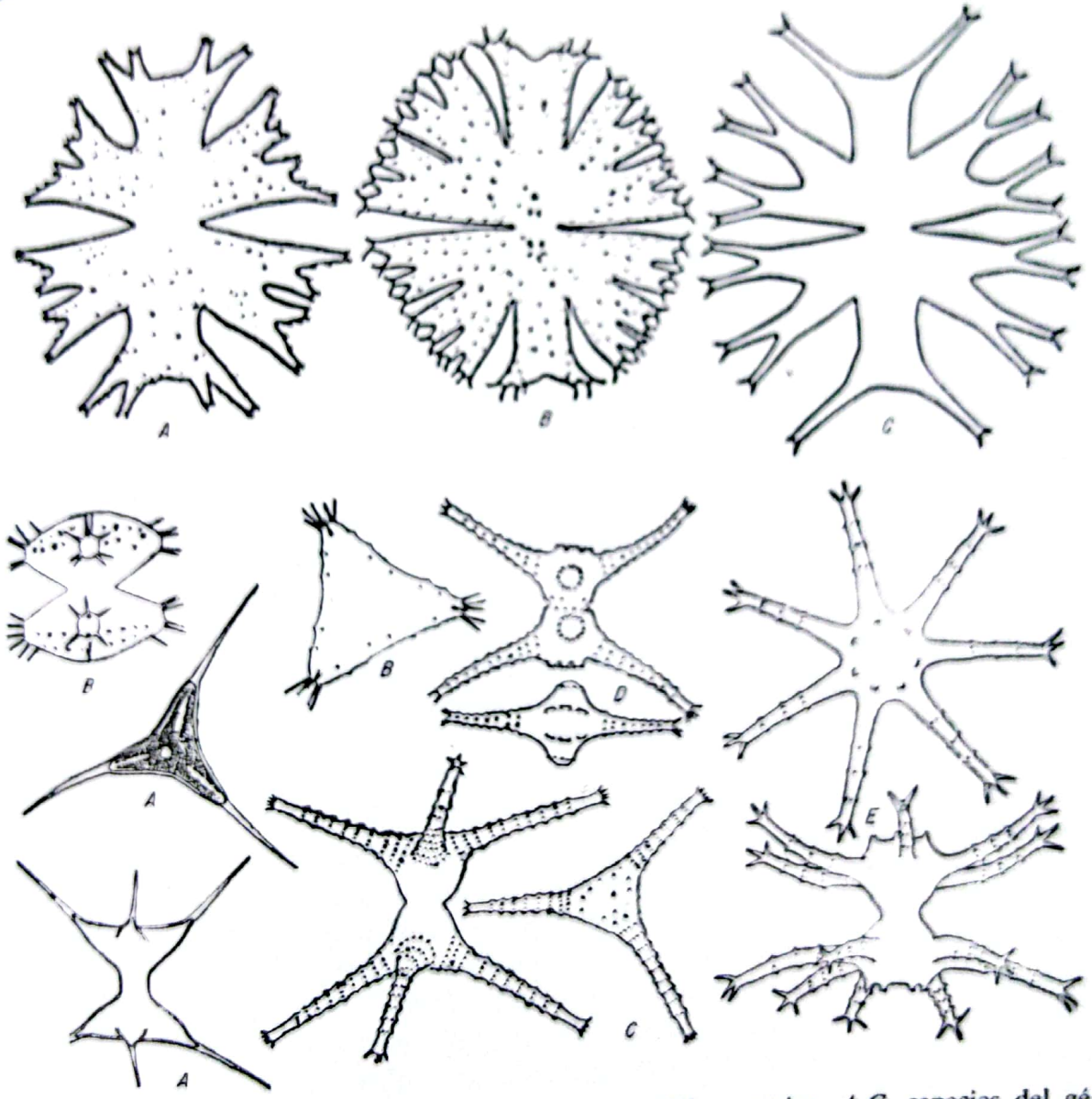


FIG. 15-13. **Diversas formas de Desmidiáceas.** — *Fila superior, A-C,* especies del género *Micrasterias. Fila inferior, A-E,* especies de *Staurastrum. (De Gilbert M. Smith, The Fresh-water Algae of the United States, 2.ª ed., figs. 237-239, McGraw-Hill Book Company, Inc., Nueva York, 1950.)*

Escaneado con CamScanner

La división celular es precedida por la división del núcleo. La división de los cloroplastos sigue normalmente a la del núcleo. La nueva membrana celular se forma entonces mediante un crecimiento anular, gradualmente va aproximándose al centro de la célula y finalmente separa al cloroplasto y al citoplasma en dos partes iguales (fig. 15-12).

Las células de *Zygnema* pueden formar una célula en reposo de paredes gruesas con características celulares análogas a las de la cigospora. El protoplasto de una célula se redondea y contrae antes de que se realice la secreción de la membrana para producir una ***partenospora.*** Frecuentemente, cuando los gametos no logran fusionarse, forman partenosporas y, en algunas especies de *Zygnema*, no se forman cigotos. La multiplicación de los filamentos mediante la partición se realiza dentro del género.

Reproducción sexual. La reproducción sexual en los géneros de las Zygnematáceas se realiza mediante la ***conjugación,*** procedimiento isógamo característico del orden. En este proceso, dos células vegetativas fusionan sus contenidos para formar un cigoto. En *Spirogyra* (fig. 15-12, *B*) esta fusión del contenido celular tiene lugar dentro de una de ambas células conjugantes; en algunas formas se realiza a mitad de camino entre las dos células participantes. En ambos casos, los gametos se forman a partir de los protoplastos indivisos de células vegetativas. La conjugación puede realizarse entre células de dos filamentos adyacentes o, mucho más raramente y restringido a ciertas especies, entre dos células adyacentes del mismo filamento. En el primer caso, dos filamentos paralelos yacen uno junto al otro, trocándose sus células en varios puntos. Cortas proyecciones tubulares se forman a partir de una o de ambas células en dichos puntos de contacto. Debido al ulterior crecimiento de estos tubos, los filamentos son separados gradualmente, permaneciendo unidos los extremos de los tubos. Pronto se reabsorben las membranas terminales de estos tubos coalescentes y se forma un conducto continuo entre las dos células o gametangios. Con ello queda ultimado el tubo o puente de conjugación.

En *Spirogyra* y a veces en *Zygnema*, el contenido de una de las células pasa a través del tubo de conjugación y se fusiona con el contenido de la otra célula (fig. 15-12). La célula que constituye el gameto emigrante se considera como el gametangio masculino, productor del gameto masculino, y la célula receptora el gametangio femenino, productor del gameto femenino. Este tipo de reproducción, a pesar de la ligera diferencia en los gametos, es considerado como isógamo, puesto que no se observan otras diferencias entre ellos, salvo su diferente comportamiento. Generalmente, todas las células de un mismo filamento se comportan de la misma manera, actuando todas ellas como gametangios masculinos o femeninos. Raras veces aparecen gametos de ambos sexos en un mismo filamento. En ocasiones, varios filamentos paralelos se unen en la conjugación, alternando los filamentos en relación con el sexo de los gametos. Cuando células adyacentes del mismo filamento entran en conjugación, se habla de conjugación

Escaneado con CamScanner

lateral, pero generalmente la conjugación se realiza entre las células de dos filamentos distintos (conjugación escalariforme).

Después de la reunión de los gametos en uno de los gametangios o en el tubo de conjugación, se fusionan, constituyendo un cigoto. La fusión de los núcleos queda generalmente retrasada. Los cloroplastos aportados por el gametangio masculino se dice que se desintegran, pero los del femenino persisten en el cigoto. Los cigotos (fig. 15-12), de forma elipsoidal o esférica, están provistos de una membrana gruesa y permanecen en reposo durante algún tiempo, posiblemente hasta la primavera siguiente a su formación. La meiosis se realiza generalmente antes de la germinación de la cigospora y las plantas producidas al realizarse la germinación son haploides.

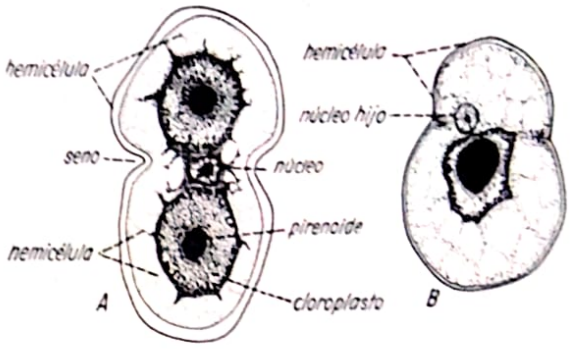


FIG. 15-14. *Cosmarium*. *A*, célula antes de la división, con las dos hemicélulas, el seno, el núcleo en posición central y los grandes cloroplastos en las hemicélulas, cada uno de ellos con un solo pirenoide; *B*, una hemicélula de la célula original y una nueva hemicélula formándose en la región del seno; el núcleo único de la célula madre se ha dividido, formando un núcleo hijo para la nueva célula; la otra hemicélula madre no está representada.

Formas unicelulares (Desmidiáceas). *Caracteres generales.* Los miembros de las Desmidiáceas se conocen colectivamente por ***desmidias.*** Son vegetales unicelulares, inmóviles, de muy diversas formas y extraña belleza que se caracterizan principalmente por el hecho de que las células están generalmente divididas en dos mitades simétricas mediante un estrechamiento central (fig. 15-13). Las dos mitades se denominan ***hemicélulas;*** el estrechamiento recibe el nombre de ***seno,*** y la parte estrecha que establece la conexión entre las dos mitades se denomina ***istmo.*** La membrana celular está constituida por dos capas, una interna de celulosa y otra externa de celulosa impregnada por otras substancias, frecuentemente por hierro. Numerosos poros pequeños se hallan en la membrana celular, a través de los cuales es exudada una substancia mucilaginosa. Esta vaina gelatinosa se considera a veces como una tercera capa de la membrana celular.

Los bordes de la membrana celular son lobados, dentados o presentan diferentes configuraciones. Cuando se observan desde el extremo, las células son con frecuencia de contorno triangular y, a menudo, ofrecen salientes dispuestos radialmente. La diversidad de formas de las desmidias es tan grande que resulta imposible describir en forma resumida los diversos géneros de manera adecuada.

Estructura celular. La estructura celular es muy diversa. En general, la célula consiste de la membrana muy esculpida, el protoplasto con su núcleo, citoplasma, uno o dos cloroplastos y una o más vacuolas (fig. 15-14). Muchas de

Escaneado con CamScanner

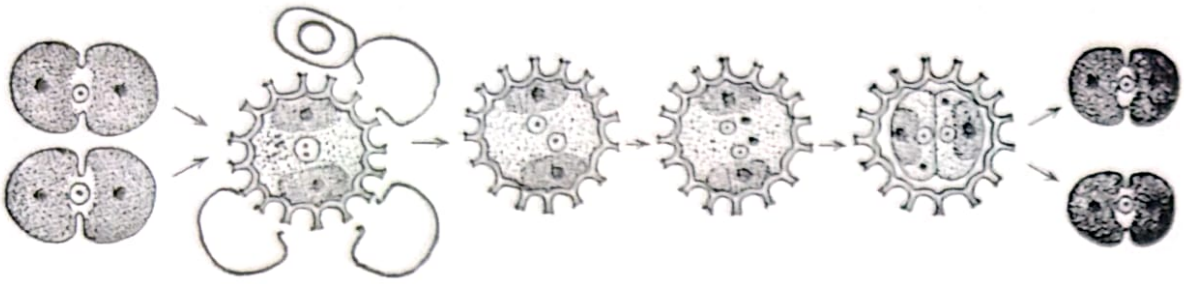


FIG. 15-15. Diagrama representativo de la conjugación y la germinación del cigoto de una especie de *Cosmarium*. *(De Gilbert M. Smith, The Fresh-water Algae of the United States, 2.ª ed., fig. 225, McGraw-Hill Book Company, Inc., Nueva York, 1950.)*

ellas poseen un solo núcleo, situado en el centro, y dos cloroplastos relativamente grandes; cada uno de ellos situado en una hemicélula. El núcleo está embebido en una masa de citoplasma y en el caso de las formas constreñidas, se halla localizado en el istmo. El resto del citoplasma está distribuido diferentemente en la célula. Los cloroplastos están provistos de pirenoides que frecuentemente son numerosos.

Crecimiento, división celular y reproducción asexual. El crecimiento, la división celular y la reproducción asexual están íntimamente asociados y pueden, de hecho, ser considerados como diferentes fases del mismo proceso. De las dos hemicélulas que constituyen a estos vegetales, una es siempre más joven que la otra. La más joven es al principio muy pequeña, pero alcanza gradualmente el mismo tamaño que la otra hemicélula. Este rasgo se debe a la manera de realizarse la división celular. Cuando la desmidia se divide, el núcleo sufre primero la división. El istmo donde se halla localizado el núcleo se alarga y se forma una constricción en la membrana del istmo, entre los dos nuevos núcleos. En esta constricción se forma una membrana a través del istmo. Cada mitad del istmo comienza entonces a agrandarse y se desarrolla en una nueva hemicélula del tamaño de la antigua. En cada una de las nuevas hemicélulas se forma un cloroplasto, separándose aquéllas pronto en el punto de contacto, con lo que queda ultimada la reproducción asexual (fig. 15-14). En unas pocas especies se ha indicado la presencia de partenosporas.

Reproducción sexual. La reproducción sexual de las desmidias se realiza por ***conjugación***, proceso de reproducción isógama en el cual dos contenidos celulares completos se comportan como gametos. Las células que van a conjugarse se reúnen y generalmente quedan rodeadas en una masa mucilaginosa común. Las células se abren por el istmo, las hemicélulas se separan permitiendo la salida de los protoplastos. Cada protoplasto actúa como un gameto. Se reúnen y fusionan, formando un cigoto que se rodea de una membrana gruesa, frecuentemente cubierta de espinas, verrugas u otras excrecencias (fig. 15-15). Unas pocas especies forman un tubo de conjugación, y generalmente el cigoto se forma en su interior. Las membranas de las cuatro hemicélulas vacías, mantenidas juntas

Escaneado con CamScanner

por una envuelta gelatinosa, suelen permanecer al lado del cigoto recién formado. La fusión de los núcleos de los dos protoplastos, aunque retrasada, tiene lugar finalmente, quedando realizada la fecundación. Después de un período de reposo, el cigoto o la cigospora sufren las divisiones meióticas y germinan, produciendo dos o más plantas jóvenes. La reproducción sexual en las desmidias se ha observado más raramente que en las Zygnematales filamentosas.

Clorococales

Características generales. El rasgo más notable de los miembros de este orden es la ausencia total de división celular vegetativa. Las únicas divisiones celulares de los protoplastos son las que preceden a la formación de las células reproductoras, como los gametos y las zoosporas. En algunos casos se realiza la división nuclear, que no va acompañada por la división celular, y, por consiguiente, algunos tipos presentan una tendencia a ser plurinucleados. Las células pueden ser solitarias o dispuestas en colonias no filamentosas ***(cenobios)***, con número definido o indefinido de células. Muchas especies son formas de agua dulce y son comunes en el fitoplancton de estanques y lagos. Algunos de los tipos más pequeños viven sujetos a otras algas y plantas acuáticas mayores, y algunos son frecuentemente endófitas dentro del cuerpo de animales como *Paramecium* y esponjas de agua dulce.

Reproducción. La reproducción asexual se realiza mediante zoosporas o aplanosporas, que frecuentemente son ***autosporas***, es decir, tienen la misma característica que la célula de que proceden. La reproducción sexual, si existe, puede ser isógama, anisógama u oógama.

Chlorella. *Chlorella*, es un género unicelular que ha sido muy utilizado en los estudios sobre la respiración y la fotosíntesis. Las células son pequeñas y generalmente esféricas, con un solo cloroplasto parietal. Hay formación de autosporas, las cuales representan el único método de reproducción. Pueden formarse de dos a dieciséis de estas esporas, las cuales quedan en libertad por ruptura de la membrana de la célula madre.

Scenedesmus. Muchas muestras de agua dulce contienen *Scenedesmus*. La placa de células alargadas, frecuentemente planas, dispuestas con sus ejes paralelos, constituye el cenobio. El número

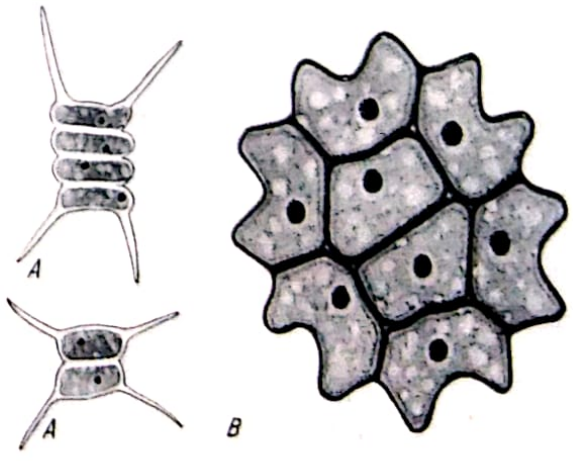


FIG. 15-16. *A*, *Scenedesmus*, colonias de dos y cuatro células, con fuertes apéndices espiniformes en las células terminales; *B*, *Pediastrum*, colonia de ocho células.

Escaneado con CamScanner

de células presentes es siempre múltiplo de dos, y el único método de reproducción es la división de un protoplasto para formar un cenobio hijo, el cual puede o no tener el mismo número de células que el cenobio madre (fig. 15-16, *A*).

Pediastrum. Las colonias de *Pediastrum* (fig. 15-16, *B*) varían desde 2 hasta 128 células. Son planas, del grueso de una célula, y flotan libremente. Las células externas de la colonia difieren a menudo por la forma de las internas, mostrando salientes radiales. Las células jóvenes tienen un solo cloroplasto parietal y son uninucleadas, en tanto que las más viejas pueden ser plurinucleadas. Todas las células del cenobio pueden dar lugar a zoosporas biflageladas, pero sólo raras veces es simultánea la división del protoplasto de las células madres. Después de la división del protoplasto, las zoosporas, incluidas dentro de una fina membrana, escapan de la célula madre. Las zoosporas nadan (enjambran) dentro de la estructura en forma de saco durante un corto tiempo.

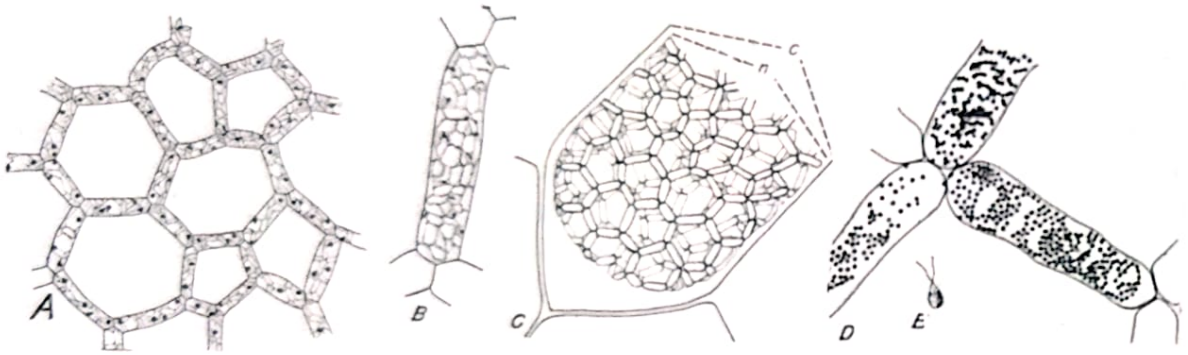


FIG. 15-17. *Hydrodictyon*. *A*, pequeña porción de la red en forma de saco característica del alga «red de agua», todas las células en estado vegetativo; *B*, célula aislada aumentada de la red vegetativa con pirenoides y cloroplastos; *C*, parte de una célula, *c*, de una red, mostrando una red joven, *n*, en el interior, formada por la conjunción de las zoosporas; *D*, tres células de una red en las que se aprecian los isogametos presentes en el interior de las células; *E*, gameto aislado. *(Dibujos por Helen D. Hill.)*

después se disponen en una posición semejante a la de las células de la colonia madre, volviéndose inmóviles. Entonces las células crecen hasta alcanzar el tamaño adulto.

La reproducción sexual de *Pediastrum* es isógama. Se forman gametos biflagelados fusiformes semejantes a zoosporas, y después de la fusión el cigoto aumenta mucho de tamaño. La división del protoplasto del cigoto produce cierto número de zoosporas que quedan liberadas, nadando en todas direcciones. Más tarde, el contenido de cada una de estas zoosporas primeramente formadas se divide de nuevo para formar zoosporas adicionales que no son liberadas ya nunca, sino que permanecen dentro de una vesícula para constituir un nuevo cenobio.

Hydrodictyon. *Hydrodictyon* es una alga macroscópica, grande. La palabra *dictyon* significa red, obedeciendo tal denominación a que el cuerpo vegetativo constituye una formación semejante a una red que flota generalmente sobre la superficie de las aguas dulces tranquilas (fig. 15-17, *A*). Las células

Escaneado con CamScanner

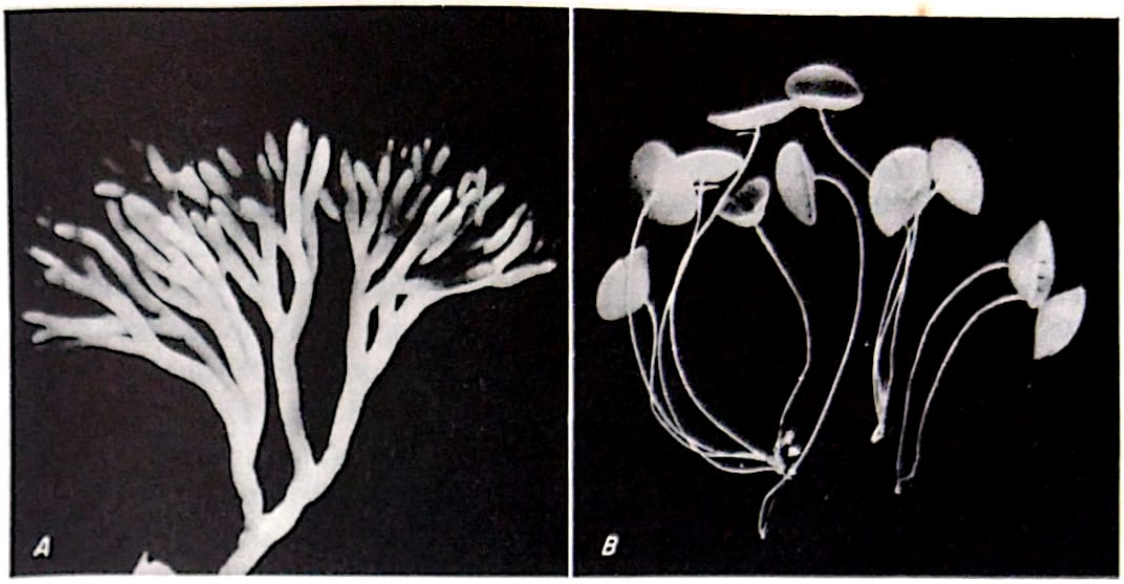


FIG. 15-18. Dos especies de algas marinas. *A, Codium; B, Acetabularia.*

jóvenes poseen un solo núcleo y un solo pirenoide, pero las células más viejas son plurinucleadas con un gran cloroplasto reticulado que contiene muchos pirenoides (fig. 15-17, *B*). La reproducción es esencialmente análoga a la de *Pediastrum* (fig. 15-17, *D, E*).

OTRAS ALGAS VERDES

Muchas de las algas verdes son casi exclusivamente marinas, y los géneros pertenecientes a estos grupos muestran gran diversidad en el desarrollo de sus cuerpos vegetales. De las aproximadamente 400 especies de las Sifonales, la mayoría son marinas y están ampliamente difundidas por los océanos tropicales

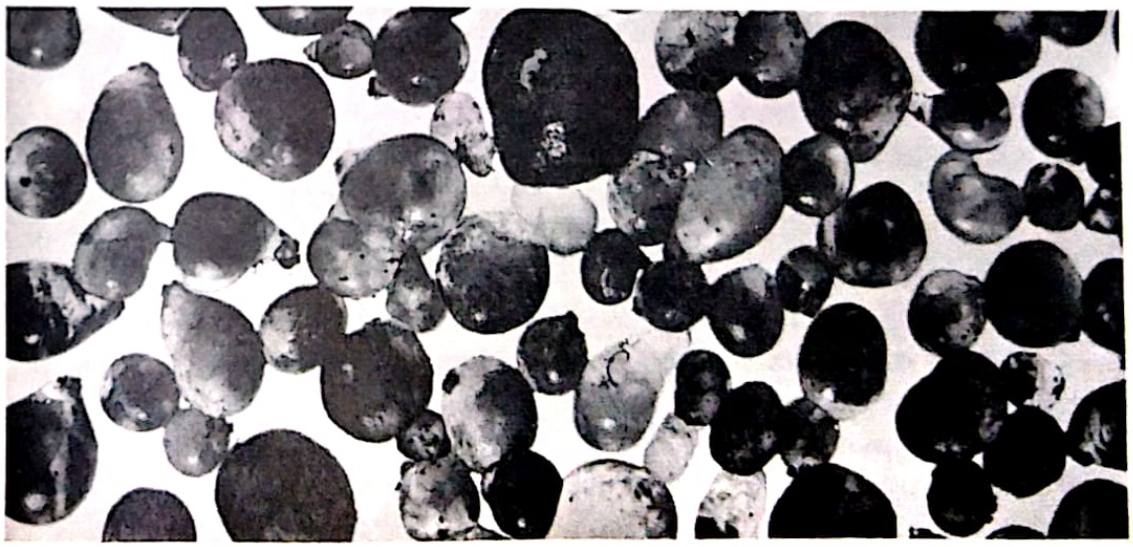


FIG. 15-19. **Células botella de *Valonia*.**

Escaneado con CamScanner

y subtropicales. *Codium* (fig. 15-18, *A*) posee un cuerpo vegetativo compuesto por filamentos sifonáceos entretejidos, formando una estructura semejante a una cuerda fina de considerable longitud. La reproducción gamética es isógama. *Valonia* (fig. 15-19) es un representante del orden de las Sifonocladiales, que contiene unas 150 especies, todas ellas marinas, distribuidas por los océanos tropicales y subtropicales. *Valonia* está constituida por una serie de segmentos hinchados, lobulados. Estas formas son de tamaño muy irregular, semejando pequeñas botellas, y frecuentemente se las denomina «botellas de mar». *Acetabularia*, género perteneciente al orden Dasycladales, consta de una parte en forma de tallo, con una expansión a manera de sombrerillo en su parte superior. En algunos casos asemejan superficialmente a algunos hongos (fig. 15-18, *B*). Todos los representantes del orden Dasycladales son marinos y se encuentran en mares cálidos.

Carales

Características generales. Todos los miembros de la clase Carofíceas se incluyen dentro del único orden de las Carales. La familia Caráceas incluye a todos los géneros vivientes, mientras que las restantes familias agrupan exclusivamente a los géneros fósiles. Las Carales, representadas por los bien conocidos géneros *Chara* y *Nitella*, constituyen un grupo de plantas verdes con afinidades inciertas con otros grupos vegetales. Crecen sumergidas, fijadas mediante rizoides al barro, formando masas espesas en el fondo de los pequeños charcos y en las corrientes tranquilas. El cuerpo vegetativo es alargado y flexuoso, con plantas individuales que alcanzan longitudes de 15 a 30 cm. La planta pluricelular posee un verticilo de ramas cortas en cada nudo (fig. 15-20, *A*).

Los entrenudos están formados por una única célula alargada, mientras que los nudos están constituidos por varias células cortas. Las ramas cortas también presentan nudos y entrenudos análogos a los del eje principal. En algunos géneros, aunque no en todos, las células de los entrenudos están recubiertas por una vaina de células originada en los entrenudos basales del verticilo de ramas. En sección transversal, un entrenudo recubierto por dicha vaina muestra la célula internodal central que constituye el eje principal, rodeada por células pequeñas constituyentes de la vaina.

En algunos géneros, como el género *Chara*, se encuentran incrustraciones características de carbonato cálcico, a lo que obedece la denominación común de *hierba de piedra*. Otros géneros, como *Nitella*, carecen de tales depósitos. Las células de las Carales son plurinucleadas con numerosos cloroplastos pequeños incluidos en una capa fija de protoplasma periférico. Una capa interna muestra de manera muy aparente un movimiento rotatorio a modo de corriente.

Reproducción. El único procedimiento conocido de reproducción asexual en las Carales consiste en el desprendimiento de diversas excrecencias vegetativas que posteriormente se desarrollan, originando nuevas plantas. La reproduc-

Escaneado con CamScanner

ción sexual es oógama. La fructificación masculina se denomina ***glóbulo***, y la femenina, ***núcula.*** Constan ambas de una parte productora de gametos rodeada o envuelta por una vaina pluricelular procedente de células situadas por debajo de los órganos sexuales. El empleo de los términos anteridio y oogonio es inapropiado en este caso, particularmente si se aplica al conjunto denominado fructificación pluricelular. La mayoría de las especies son homotálicas y los órganos sexuales están limitados a los nudos de las «hojas». En algunos géneros, como *Nitella*, el glóbulo está regularmente situado por encima de la núcula, mientras que en otros, como en *Chara*, ocurre lo contrario (fig. 15-20, *B*).

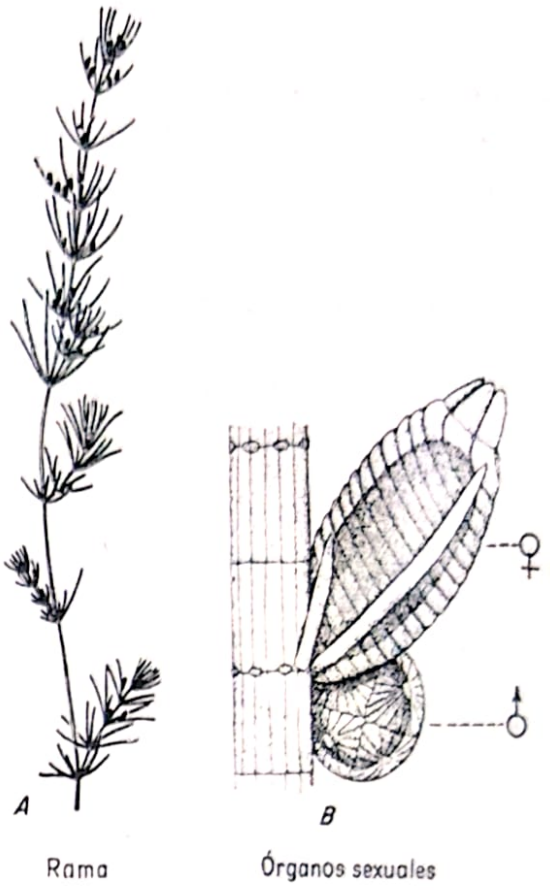


FIG. 15-20. *Chara*. *A*, planta vegetativa; *B*, frutos masculino (glóbulo) y femenino (núcula). *(De Gilbert M. Smith, Cryptogamic Botany, 2.ª ed., vol. I, figs. 66A y 69A, McGraw-Hill Book Company, Inc., Nueva York, 1955.)*

La fusión del huevo inmóvil con los espermatozoides móviles origina el cigoto, el cual segrega una substancia que origina una espesa membrana. Más tarde, el cigoto, rodeado por su gruesa membrana, junto con otras partes igualmente protegidas por una gruesa membrana de la núcula, caen al fondo del estanque o de la corriente. Antes de efectuarse la germinación el núcleo del cigoto se divide en cuatro núcleos, lo cual es indicio de meiosis. Ello ha conducido a suponer que las plantas adultas son haploides, mientras que la fase diploide del ciclo vital está representada únicamente por el cigoto. En el momento de la germinación los cuatro núcleos presentes en el cigoto contribuyen al estado inicial de desarrollo de la planta pluricelular, pero los tres núcleos de la célula basal pronto se desintegran y la nueva planta se forma como resultado de la división continuada de la célula lenticular uninucleada.

CRISOFITAS

Características. Las Crisofitas varían por el color desde el amarilloverdoso al pardodorado como resultado del predominio de carotenos y xantofilas.

Las reservas alimenticias incluyen la leucosina, hidrato de carbono complejo y aceites; no se forma almidón. En algunos representantes, la membrana celular está formada por dos mitades acopladas impregnadas a veces por sílice. Existe una considerable variación en su diferenciación, resultando células móviles e inmóviles, así como tipos unicelulares y coloniales de forma definida o bien amorfos.

Reproducción. La reproducción asexual está asociada con la producción de esporas móviles e inmóviles y la reproducción gamética es generalmente isógama, pero puede ser anisógama u oógama. Los gametos pueden ser flagelados o inmóviles.

Clasificación. La mayoría de las especies son formas dulceacuícolas, pero alrededor de una cuarta parte de los representantes de la clase son marinos. Algunos botánicos discuten si la organización de la división representa un grupo natural. Pero las analogías en la naturaleza de las reservas alimenticias formadas, la formación por parte de muchos representantes de una espora única, la estatospora, y el acoplamiento de las mitades de las células vegetativas, parecen argumentos suficientes para agrupar a los representantes en tres clases dentro de la división. Las tres clases son las Crisofíceas, o algas pardodoradas, las Xantofíceas, o algas verdeamarillentas y las Baciliarofíceas, o diatomeas. Únicamente las dos últimas clases serán consideradas aquí.

Heterosifonales

Características generales. El orden Heterosifonales comprende a todas las Xantofíceas unicelulares plurinucleadas y a las sifonáceas. El género *Vaucheria* es uno de los representantes mejor conocidos, y aunque unas pocas especies son marinas, la mayoría de las mismas están distribuidas por el agua dulce o son terrestres. Frecuentemente, las especies terrestres se encuentrran en campos recién arados, donde forman extensas alfombras afieltradas verdeoscuras.

El cuerpo vegetal de *Vaucheria* está constituido por una formación tubular escasamente ramificada, carente de septos, o en otras palabras, un simple ***cenocito*** (fig. 15-21, *A*). La parte central de la célula está ocupada por una gran vacuola, y en el citoplasma parietal se encuentran muchos núcleos y pequeños cloroplastos discoidales o elípticos. En el seno del citoplasma se encuentran muchas gotitas de aceite. Las membranas transversales se forman únicamente en el caso de lesiones o en relación con la formación de los órganos reproductores.

El método más común de reproducción asexual se realiza mediante grandes zoosporas móviles formadas aisladamente en zoosporangios, separados en los extremos del talo tubular por una membrana transversal (fig. 15-21, *B*, *C*). El contenido de este zoosporangio terminal está constituido por una masa oval de citoplasma con numerosos núcleos y cloroplastos. Dos flagelos se desarrollan frente a cada núcleo de la estructura y todo el cuerpo, cuando está maduro, se escapa

Escaneado con CamScanner

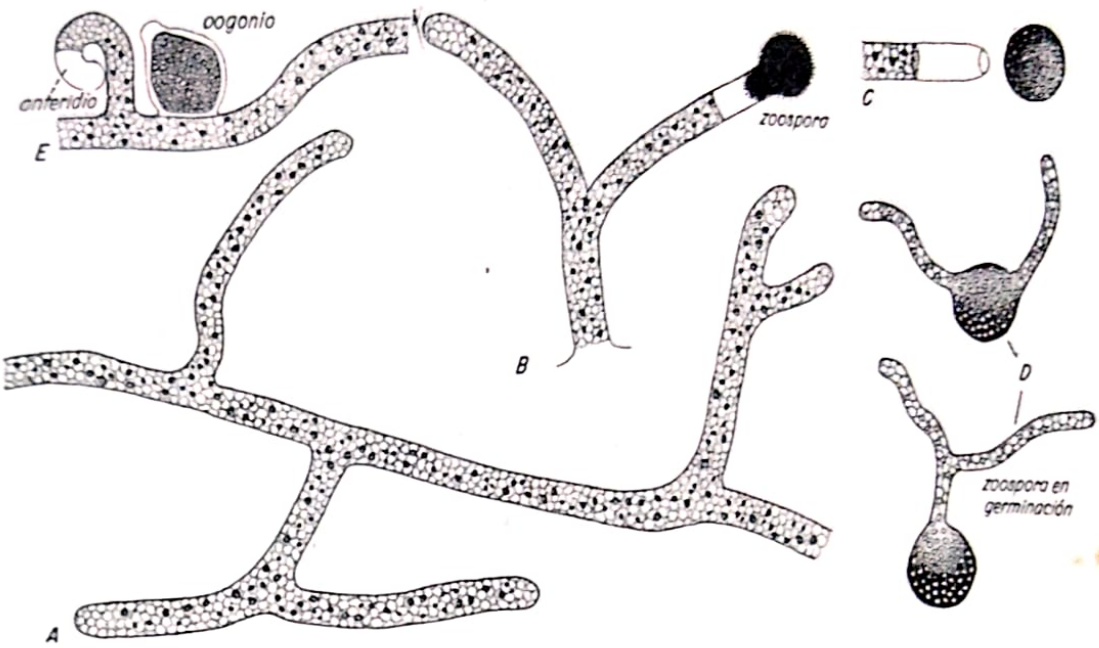


FIG. 15-21. *Vaucheria sessilis*. *A*, filamento cenocítico ramificado; *B-D*, reproducción asexual; *B*, *C*, zoospora huyendo del esporangio; *D*, zoosporas en germinación dando lugar a filamentos vegetativos; *E*, reproducción sexual con anteridio y oogonio. *(Dibujado por Christian Hildebrandt.)*

a través de una abertura situada al extremo del esporangio. Después de un período muy corto de movilidad, seguido por la pérdida subsiguiente de los flagelos, forma una nueva planta por germinación. En la germinación, la zoospora forma de una a varias excrecencias tubulares que pueden seguir creciendo indefinidamente hasta producir la planta adulta (fig. 15-21, *D*).

En las especies terrestres, la formación de las células reproductoras asexuales, guarda aparentemente cierta relación con las condiciones ecológicas. Con frecuencia todo el contenido de un esporangio se desarrolla originando una aplanospora de paredes gruesas en vez de una zoospora móvil. A su debido tiempo, el protoplasto del esporangio se divide para formar muchas pequeñas aplanosporas, y en otros casos, tiene lugar la fragmentación del cuerpo vegetativo con formación de cortos segmentos, cada uno de ellos con paredes gruesas.

La reproducción sexual se realiza en todas las especies de *Vaucheria*, pero con menor frecuencia en aquellas que viven en aguas corrientes. Todas las especies son oógamas, pero las especies dulceacuícolas y terrestres son homotálicas, mientras que varias especies marinas son heterotálicas.

Los órganos sexuales femeninos, oogonios, y los órganos sexuales masculinos, anteridios, se forman generalmente sobre ramas cortas adosadas al filamento. En algunas especies, como en *Vaucheria geminata*, los órganos sexuales se forman juntos sobre una rama corta o tallo, del filamento (fig. 15-21, *E*). En muchas especies, el oogonio se forma terminalmente sobre una rama muy corta, o tallo, separado del resto del vegetal por un tabique. La forma del oogonio es esférica u

Escaneado con CamScanner

ovoide, con un pico corto redondeado que se abre para recibir al espermatozoide en el momento de la fecundación. Al alcanzar la madurez, el contenido del oogonio consta del citoplasma, un núcleo único más bien grande, numerosos cloroplastos y alimento almacenado en forma de aceite. El contenido del oogonio forma el gran gameto femenino esférico, o huevo (también denominado oosfera). El anteridio de *Vaucheria* es una formación tubular delgada y curvada separada mediante un septo de la rama corta y delgada sobre la que se origina (fig. 15-21, *E*). El contenido del anteridio consta de citoplasma, numerosos núcleos y cloroplastos. En la madurez, se forman los numerosos gametos masculinos diminutos, o espermatozoides. Cada espermatozoide consta de un núcleo y de una pequeña cantidad de citoplasma rodeado por una membrana. Los espermatozoides son biflagelados. Los anteridios se desarrollan al propio tiempo que los oogonios. Cuando el oogonio está maduro, se abre ligeramente el extremo del pico penetrando en su interior un solo microgameto. La fecundación efectiva, que puede quedar retrasada, se realiza mediante la fusión de los núcleos de los micro y macrogametos. Después de la fecundación, el cigoto forma una membrana muy gruesa convirtiéndose en una célula en reposo de color oscuro. Después de varias semanas el cigoto germina formando directamente una nueva planta de *Vaucheria*. El comportamiento citológico en el estado reproductivo ha sido insuficientemente estudiado. Sin embargo, es probable que la meiosis sea cigótica. En tal caso los filamentos vegetativos serán haploides.

Diatomeas

Las Baciliarofíceas, comunmente conocidas por el nombre de Diatomeas, son algas microscópicas unicelulares de diversas formas. Están diferentemente coloreadas pero en general son amarillas o pardas. Se encuentran tanto en el agua dulce como en la salada y en otros lugares húmedos, incluyendo los habitats aéreos como las paredes, acantilados rocosos, corteza de los árboles, musgos o suelos húmedos. Algunas viven fijadas a diferentes substratos en la zona sometida al influjo de las mareas, y otras son epífitas sobre las algas rojas y pardas. Las diatomeas constituyen una parte importante del plancton, el alimento fundamental de la fauna acuática.

La conservación de los restos de diatomeas fósiles en vastos depósitos de tierra de diatomeas es un indicio de su abundancia en épocas geológicas pasadas y de su persistencia a través de las mismas. Tales depósitos se han formado por acumulación en el pasado de diatomeas marinas y de agua dulce, pero las de los océanos han formado depósitos de mayor potencia. Los depósitos de Lopoc en California rebasan los 215 m de espesor, explotándose mediante canteras al aire libre. Las perforaciones petrolíferas en el campo de Santa María en California indican que los depósitos más profundos de diatomeas alcanzan por lo menos los 914 m de espesor.

Escaneado con CamScanner

El empleo industrial de las tierras de diatomeas aumenta rápidamente, y la presencia de estos materiales en las pastas dentríficas representa sólo una pequeña fracción de la empleada en la fabricación de plásticos, pinturas, materiales aislantes, y en la filtración de líquidos, especialmente en las refinerías de azúcar.

Smith calculó que se conocen alrededor de 170 géneros y 5500 especies de diatomeas, tanto fósiles como vivientes. Se distinguen en ellas dos órdenes diferentes, Centrales y Pennales. Los miembros de las Centrales son formas redondeadas, generalmente inmóviles (fig. 15-22). En este orden, las estrías de las membranas adoptan una disposición radial. Las Pennales, son organismos alargados, en forma de barca o de aguja con estrías dispuestas en disposición pinada (fig. 15-22). La movilidad es frecuente entre las Pennales.

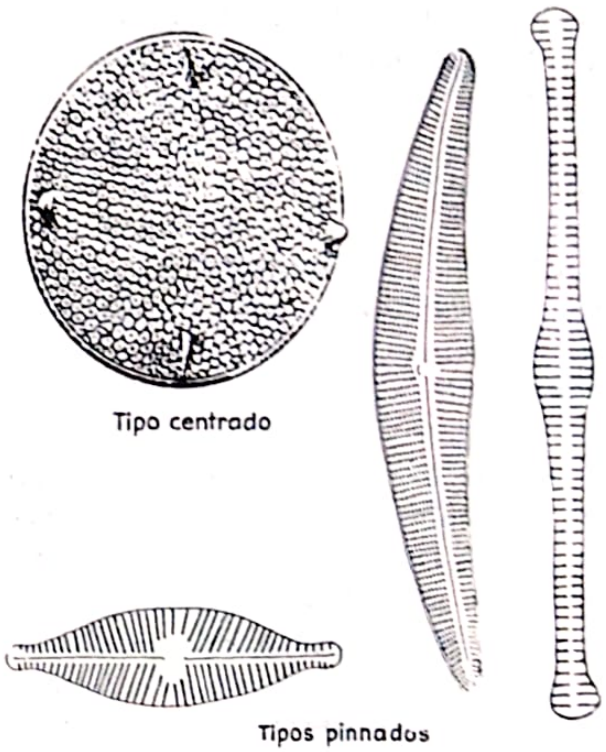


FIG. 15-22. Diatomeas. *(De Gilbert M. Smith, Cryptogamic Botany, 2.ª ed., vol. 1, figs. 113 B y 114 B-F, McGraw-Hill Book Company, Inc., Nueva York, 1955.)*

Naturaleza de la membrana celular. Un carácter sobresaliente de las diatomeas es la naturaleza y estructura de la membrana celular, formada por dos mitades o valvas acopladas, una ligeramente mayor que la otra, por lo que «encajan como las dos partes de una caja de píldoras». Esta característica estructural constituye el motivo por el que se les denomina diatomeas, que significa «separado en dos». Debido a la estructura de la membrana, las diatomeas presentan dos caras al observador, desde la parte superior o interior, la cara valvar, y desde los lados allí donde se acoplan las partes de la membrana, la cara del cinturón.

Químicamente, la membrana de las diatomeas está formada por la substancia orgánica pectina y la substancia inorgánica sílice. Las opiniones difieren acerca de la mutua relación entre ambas substancias. Algunos investigadores piensan que la membrana consta de una formación silícea exterior y de una capa interior de pectina. Otros consideran que la membrana está compuesta de pectina impregnada por sílice. Al observarlas con un aumento adecuado, las manifiestas estriaciones sobre las membranas de las diatomeas parecen estar compuestas por puntos. Entre las Centrales los puntos son generalmente grandes y dispuestos radialmente. En las Pennales en las que los puntos pueden ser extraordinaria-

Escaneado con CamScanner

mente pequeños, sólo pueden observarse bajo grandes aumentos. La disposición de los mismos en este grupo es pinada, los puntos se disponen en filas regulares próximas a los extremos de las valvas y extendiéndose hacia dentro hasta casi la mitad. Individualmente los puntos mayores se cree que son lugares en que la membrana se adelgaza mientras que en algunos casos los puntos más pequeños parecen ser poros.

Sobre el dorso de cada valva de la mayoría de los tipos alargados, existe una formación adicional denominada ***rafe***. La palabra significa «costura», o «sutura». Estructuralmente el rafe es una hendidura o ranura en forma de V en la membrana que se extiende de punta a punta de la valva y que presenta forma de V en sección transversal. Los ***nódulos***, que son asimismo modificaciones estructurales de la membrana celular, se hallan en los extremos del rafe y le interrumpen cerca de su punto medio. Las formaciones que se distinguen en las paredes de las diatomeas, estrías, rafe y nódulos, constituyen criterios taxonómicos. Algunos de los rasgos más característicos de los órdenes, familias y géneros, consisten en la ausencia o presencia de rafe, la naturaleza de los nódulos y el tamaño y distribución de los puntos que constituyen las estrías sobre las membranas de las valvas.

Estructura del protoplasto. El protoplasto de una diatomea consta de citoplasma estrechamente adosado a la membrana celular y generalmente de una gran vacuola central. En las especies con células alargadas, la vacuola está generalmente atravesada en su mitad por una gran tira o banda de citoplasma portadora de núcleos relativamente grandes. Según las especies, la célula puede contener un solo plastidio grande, unos pocos de tamaño mediano, o varios pequeños. La clorofila que contienen está frecuentemente enmascarada por la presencia de varias xantofilas, entre las que la fucoxantina es la más común. La grasa es un producto alimenticio almacenado, y la substancia gelatinosa o mucilaginosa que recubre la célula se supone que es ácido péctico.

Motilidad de las Diatomeas. Los miembros del orden Centrales son aparentemente inmóviles, quedando limitada la motilidad a las Pennales. Muchos pero no todos los tipos de éstas son móviles, con movimientos lentos y espasmódicos y limitados hacia delante o hacia atrás. La causa del movimiento de las diatomeas ha sido materia de considerable especulación. La mejor explicación de sus movimientos parece ser la que admite que están asociados con el flujo de las corrientes de agua desencadenadas por la circulación del citoplasma en el protoplasto.

Métodos de multiplicación. Las diatomeas se multiplican mediante un procedimiento particular de división celular. Cuando la célula aumenta ligeramente en diámetro, las valvas se separan. El núcleo sufre la mitosis con el huso acromático paralelo al eje menor de la célula de manera que determina la división longitudinal del protoplasto. Si hay un solo plastidio o varios plastidios grandes, cada uno de ellos sufre una división, pasando una mitad a cada protoplasto hijo.

Escaneado con CamScanner

Cuando existen numerosos plastidios pequeños pasan algunos de ellos a cada protoplasto hijo y allí se dividen para restaurar el número original.

La división del núcleo va seguida de la división del protoplasto a lo largo de la línea media del eje longitudinal. Así se forman dos protoplastos a partir del original. Cuando la división ha quedado ultimada, cada célula tiene una valva silícea, pero el lado a lo largo del plano de la división celular está limitado únicamente por una membrana protoplásmica. La peculiaridad del proceso radica en el modo de formación de la nueva membrana o valva. Cada protoplasto hijo forma una nueva valva para acoplarse a la que queda de la membrana de la célula originaria. En cada caso, esta nueva valva encaja dentro de la original con el resultado de que una nueva diatomea es del mismo tamaño que la originaria y la otra es ligeramente menor. La división celular se ha indicado que se verifica de noche, y, según se dice, con bastante rapidez. Debido a la frecuencia con que se verifica la división y a la tendencia de algunas de las células a la reducción de tamaño, parte de la población de diatomeas está pronto integrada por individuos diminutos.

Formación de auxosporas y rejuvenecimiento. Cuando las pequeñas células que constituyen las diatomeas alcanzan un tamaño incompatible con los procesos fisiológicos, se forman auxosporas a lo que siguen la restauración del tamaño normal y el rejuvenecimiento fisiológico. El prefijo *auxo-* de la palabra auxospora procede del griego y significa «crecer». Por consiguiente, una auxospora es una espora de crecimiento, o una espora de gran tamaño, y la palabra hace referencia al tamaño aumentado de la auxospora en relación con las células diminutas a partir de las cuales se originan.

Las auxosporas se forman aparentemente de dos maneras diferentes. Un tipo es estrictamente asexual y parece consistir simplemente en un aumento de la célula vegetativa. El otro tipo está procedido por la meiosis y la formación de gametos con fusión celular. Una unión oógama de gametos ha sido demostrada para diversas diatomeas centrales. En el proceso no sexual, las valvas de las células diminutas se separan y el protoplasma que queda libre aumenta hasta adquirir un tamaño varias veces superior al inicial. Cuando ha quedado restaurado el tamaño normal de la especie, se forman dos nuevas valvas silíceas alrededor del protoplasto. La formación de auxosporas por procesos sexuales se realiza de varias maneras diferentes con considerables variaciones en lo que se refiere al comportamiento del núcleo. Parece ser que, en general, y quizás siempre, la diatomea vegetativa posee dotación diploide. En los diferentes géneros de diatomeas existen variaciones en los detalles citológicos, pero puede admitirse que generalmente tiene lugar la meiosis con la reducción del número de cromosomas. Las células haploides así formadas escapan de las valvas y se fusionan. La célula resultante crece formando un protoplasto grande que se desarrolla originando la auxospora o espora de renuevo. A partir de la auxospora se forman células vegetativas normales.

Escaneado con CamScanner

FEOFITAS

Caracteres generales. Las Feofitas o algas pardas, constituyen un grupo ampliamente distribuido de formas marinas que alcanzan su máximo desarrollo en las aguas más frías de las costas continentales. Constituyen la flora predominante de parte de los mares árticos y antárticos, y sólo se conocen tres formas raras de agua dulce. Su color, que varía desde el pardo oscuro al verde oliva, es debido a un pigmento carotinoideo de color pardo, el fucoxantol. Este pigmento se localiza en plastidios, donde tiende a enmascarar a la clorofila verde. Las algas pardas muestran gran variabilidad en lo que se refiere a su forma y estructura. *Ectocarpus* es una pequeña planta filamentosa, mientras que *Laminaria*, *Macrocystis* y *Nereocystis* son algas de gran tamaño. Aunque algunas especies de este tipo de algas *(kelps)* son plantas relativamente pequeñas, midiendo únicamente 0,90 ó 1,20 m de longitud, muchas son formas gigantes que alcanzan longitudes superiores a los 90 m. Además de un pie para la sujeción, poseen un tallo largo, fino y flexuoso y un limbo ancho que puede ser entero o dividido (fig. 15-28). La porción del limbo se origina en virtud de la actividad de un grupo de células meristemáticas situadas en su base. Esta región de crecimiento puede también regenerar los limbos lesionados por la acción de las olas.

Otro grupo de algas pardas conocidas como «algas roqueñas» se encuentran comúnmente a lo largo de las costas de las zonas templadas. Las especies de *Fucus* (fig. 15-29, *A*), son las mejor conocidas de este grupo de algas pardas. El género *Ascophyllum*, estrechamente relacionado con el *Fucus*, vive en habitats similares. Estas plantas crecen fijas sobre las rocas en la línea de costas donde quedan frecuentemente expuestas y sumergidas alternativamente debido al descenso y ascenso de las mareas. *Sargassum*, el «alga del golfo» (figura 15-29, *B*), vive o bien fijada en las rocas o bien flotando libremente. *Sargassum* contribuye en gran parte a la manifiesta vegetación del Mar de los Sargazos, gran remanso oceánico en la región meridional del Océano Atlántico Norte. Los vegetales de este grupo representados por *Fucus*, *Ascophyllum* y *Sargassum* son de tamaño mediano, oscilando entre unos pocos hasta 30 ó 60 cm de longitud. En general el vegetal está constituido por un talo cintiforme, con órganos de sujeción y vesículas aeríferas.

Generalmente, las algas pardas viven sujetas mediante un pie a las rocas cerca de las líneas de costas oceánicas donde pueden quedar sumergidas por lo menos durante la pleamar. Algunas clases, como *Fucus* y *Sargassum*, pueden vivir flotando libremente durante algún tiempo. Muchas de las más pequeñas filamentosas, como *Ectocarpus*, viven como epífitas sobre las grandes algas marinas.

La diferenciación celular está más pronunciada en las «laminariáceas» que en los talos de cualquier otra clase de algas. En los tallos la diferenciación celular

Escaneado con CamScanner

permite el reconocimiento de una capa epidérmica y de las regiones central y cortical. Además de éstas, se forman en los tallos filamentos conectivos que a menudo se extienden en dirección radial y un sistema complejo de canales mucilaginosos. Algunas células conductoras tienen la estructura y el aspecto de los tubos cribosos de las plantas superiores con filamentos protoplásmicos que pasan a través de las aberturas de las placas cribosas. Estas diferenciaciones de tejidos se continúan también en los limbos, aunque de manera menos acusada (figura 15-26).

Muchas algas pardas crecen como resultado de divisiones en el meristemo intercalar de los filamentos terminales uniseriados. Otras Feofitas crecen como resultado de las divisiones de una sola célula apical o de una fila transversal de tales células. En las «laminariáceas», el crecimiento no es apical sino que está localizado en el punto de unión del estipe o estípite con los limbos o a veces en la base del estípite.

Las células de las algas pardas poseen núcleos definidos, citoplasma y cloroplastos. Los cloroplastos contienen, además de los pigmentos clorofílicos verdes, xantofila amarilla que se encuentra probablemente en exceso sobre el verde. Un pigmento carotenoide pardo, el fucoxantol, se halla asimismo presente en los cloroplastos enmascarando a la clorofila verde y determinando el color pardo característico de las Feofitas. Los productos de la fotosíntesis de las algas pardas son azúcares. Reservas de alimentos se almacenan como azúcares sencillos, el alcohol manitol y polisacáridos completos, tales como la laminaria. Ello contrasta con las algas verdes donde la reserva de alimentos hidrocarbonados, es generalmente el almidón.

Las laminarias y algas roqueñas son de importancia económica limitada. El yodo y la potasa, que antes se extraían de algunas algas pardas pueden ahora obtenerse más económicamente de depósitos minerales accesibles. Las algas pardas constituyen una fuente importante de alguina, gel coloidal muy empleado en la fabricación de cremas de tocador, en la industria panadera, y como agente estabilizador en una serie de procesos comerciales. Las algas pardas se emplean como abono para jardines y terrenos agrícolas a lo largo de las áreas costeras de ciertos países europeos y asiáticos, y en Oriente un producto alimenticio obtenido de las «laminariáceas», denominado *kombu*, se come como verdura o mezclado con pescado y carne.

Reproducción asexual. La mayoría de las algas pardas producen zoosporas biflageladas, y los flagelos, insertos lateralmente, son de desigual longitud. También se forman aplanosporas desnudas. Las plantas diploides poseen ***esporangios uniloculares***, y las divisiones iniciales son meióticas en la formación de zoosporas o aplanosporas. Cuando germinan estas esporas, dan lugar a la planta, o planta alternante, en la biología de la especie. Los ***esporangios plurilloculares*** pueden formarse tanto en plantas haploides como diploides, y algunos actúan como esporangios y otros como gametangios. Cuando un esporangio pluri-

Escaneado con CamScanner

locular produce esporas, se ha formado en una planta diploide. Las esporas son diploides, o ***esporas neutras***, y germinan para dar lugar a plantas diploides. El esporangio plurilocular que produce esporas neutras debería denominarse ***esporangio neutro.***

Reproducción sexual. Cuando el llamado esporangio plurilocular se halla en una planta haploide, es, en realidad, un gametangio, formándose en él gametos haploides biflagelados. La mayoría de las algas pardas son isógamas, y la fusión de los gametos produce un cigoto que germina para formar una planta diploide.

Ectocarpales

Ectocarpus. *Ectocarpus* es una de las algas pardas más conocidas. El cuerpo del vegetal está compuesto de una parte rastrera irregular y pequeños filamentos ramificados que crecen hacia arriba en tufos. Estos filamentos pueden estar formados por un simple cordón de células o por diversas hileras de células unidas. Cada una de las células del filamento contiene un protoplasto constituido por un núcleo, citoplasma y cloroplastos. Los cloroplastos tienen forma de placa o de banda (fig. 15-23, *A*).

Ectocarpus presenta una alternancia de generaciones isomórfica. Los gametofitos y esporofitos son esencialmente iguales en apariencia, pero en el caso de *Ectocarpus siliculosis*, ampliamente investigado, las condiciones ambientales, probablemente la temperatura, inhiben comúnmente el desarrollo de una de las generaciones. Las plantas que viven en aguas más frías generalmente dejan de desarrollar la planta haploide, mientras que las que viven en aguas cálidas dejan a menudo de desarrollar la planta diploide.

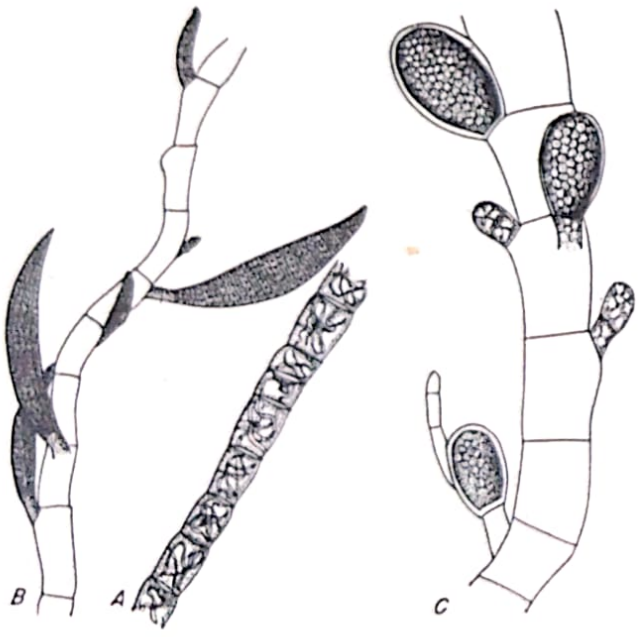


FIG. 15-23. *Ectocarpus*. *A*, pequeña porción de un filamento vegetativo; *B*, gametangios plurilloculares sobre un talo gametofítico; *C*, esporangios uniloculares sobre un talo esporofítico. *(Dibujos por Helen D. Hill.)*

Dentro de los esporangios uniloculares que se forman en los pies diploides, se forman zoosporas biflageladas (fig. 15-23, *C*). Las divisiones meióticas determinan la formación de cuatro meiosporas, cada una de las cuales sufre varias divisiones adicionales para formar 32 ó 64 zoosporas, las cuales, en condiciones ambientales favorables, pueden germinar dando lugar a la planta alterna, o gametofítica, de

Ectocarpus. Los pies diploides producen también esporangios neutrales (pluriloculares), y las esporas neutrales biflageladas germinan para dar lugar a los pies diploides, semejantes en todo a la planta madre.

Los gametangios pluriloculares (esporangios) formados en los pies haploides o gametofíticos dan lugar de manera semejante a las estructuras pluriloculares de los pies diploides. Ambas se desarrollan a partir de la célula terminal de una ramita lateral, mediante divisiones transversales y verticales repetidas, de las que resultan varios centenares de pequeñas células cúbicas dispuestas en 20 a 40 hileras tranversales. La estructura reproductora plurilocular es alargada y de sección transversa circular (fig. 15-23, *B*).

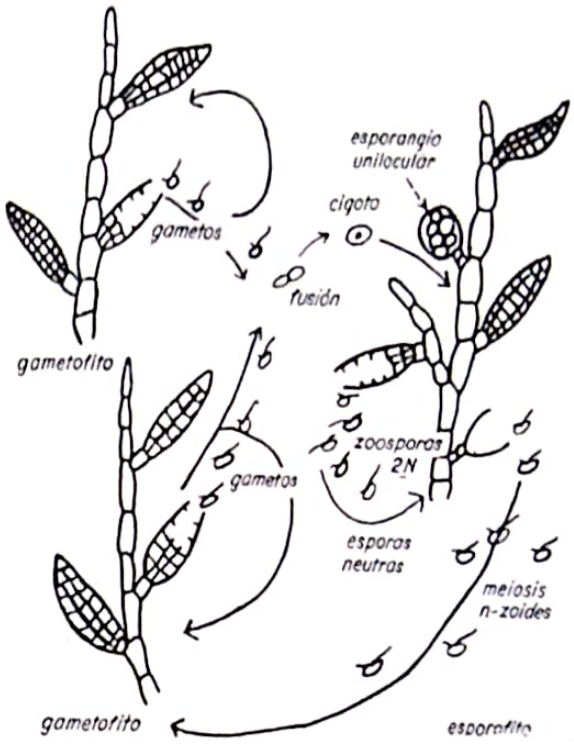


FIG. 15-24. *Ectocarpus*. Ciclo vital.

Cada compartimento del gametangio plurilocular origina un solo gameto móvil. Aunque los gametos que se fusionan son del mismo tamaño y morfológicamente similares, los gametos de un mismo pie nunca se fusionan entre sí. Los gametos que no logran fusionarse pueden desarrollarse partenogenéticamente dando lugar a nuevas plantas gametofíticas. Los cigotos originan plantas esporofíticas.

Las investigaciones realizadas indican que no sólo existe una alternancia regular de generaciones entre plantas diploides y haploides por medio de la fusión gamética y la producción de meiosporas, sino que también puede existir una reduplicación de cada generación. Las zoosporas diploides germinan para formar plantas esporofíticas, y los gametos pueden desarrollarse partenogenéticamente para formar plantas gametofíticas (fig. 15-24).

CUTLERIALES Y DICTIOTALES

Estos órdenes se colocan en la misma clase que las Ectocarpales. Los géneros representativos son *Cutleria*, *Zanardinia* y *Dictyota*. *Cutleria* y *Zanardinia* son géneros estrechamente emparentados, presentando ambos alternancia de generaciones. En el caso de *Cutleria*, las plantas que alternan son algo diferentes, mientras que en *Zanardinia* son idénticas. Las plantas esporofíticas de ambos géneros producen únicamente esporangios uniloculares.

Escaneado con CamScanner

La generación gametofítica es heterotálica, y la reproducción gamética, anisógama (fig. 15-25, *A*, *B*).

Dictyota presenta una alternancia de generaciones isomórfica, con el crecimiento de talos erectos iniciado por una sola célula apical (fig. 15-25, *C*). Una división vertical de la célula apical de una rama produce dos células hijas que originan la ramificación dicótoma por divisiones sucesivas independientes. En el esporangio unilocular del esporofito se forman cuatro meiosporas como resultado de las divisiones meióticas en las que se verifica una determinación genotípica del sexo. En el momento de la germinación de estas esporas, dos de ellas originan gametofitos masculinos y las otras dos femeninos. La reproducción gamética es oógama, y el cigoto resultante germina dando lugar a una planta diploide fértil (fig. 15-25, *D*, *E*).

Laminariales

Las Laminariales comprenden alrededor de treinta generos y son comunes en los océanos fríos del mundo. Muchas de ellas se encuentran a lo largo de la costa pacífica, de las que son mejor conocidas *Macrocystis* y *Nereocystis* (figuras 1-1, 15-26, 15-27). Menos formas se encuentran a lo largo de la costa atlántica.

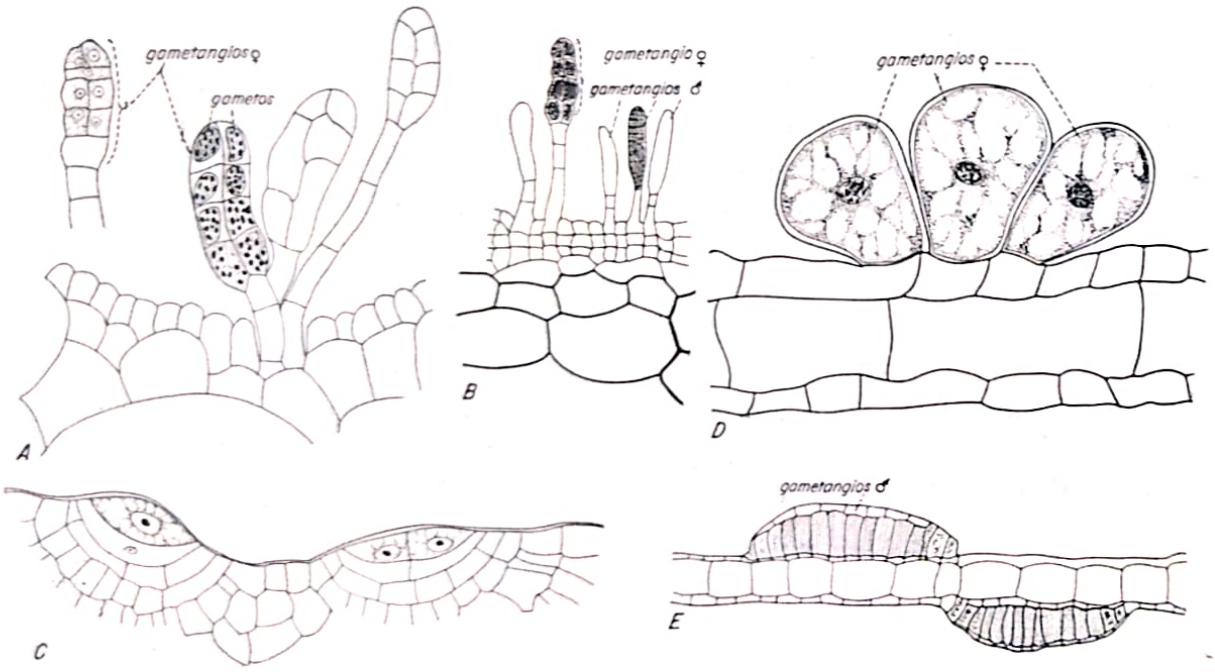


Fig. 15-25. Detalles de la reproducción sexual en algunos géneros de algas pardas, vistos en secciones transversales. *A*, *Cutleria*, mostrando los gametangios femeninos superficiales que contienen gametos; *B*, *Zanardinia*, mostrando los gametangios masculinos y femeninos superficiales; *C*, *Dictyota*, región apical en la que se observa el origen de la ramificación dicótoma; *D*, *E*, reproducción sexual en *Dictyota*; *D*, gametangios femeninos, y *E*, gametangios masculinos en ambos lados del talo

Laminaria (fig. 15-28), de la que deriva el nombre del orden, se halla a lo largo de ambas costas de los Estados Unidos.

La mayoría de los miembros del orden constan de un cuerpo esporofítico diferenciado en un soporte estípite y limbo. El crecimiento se realiza en meristemos intercalares, generalmente localizados entre el limbo y el estípite. Las plantas esporofíticas sólo producen esporangios uniloculares, y los gametofitos son generalmente de tamaño microscópico, filamentosos y oógamos.

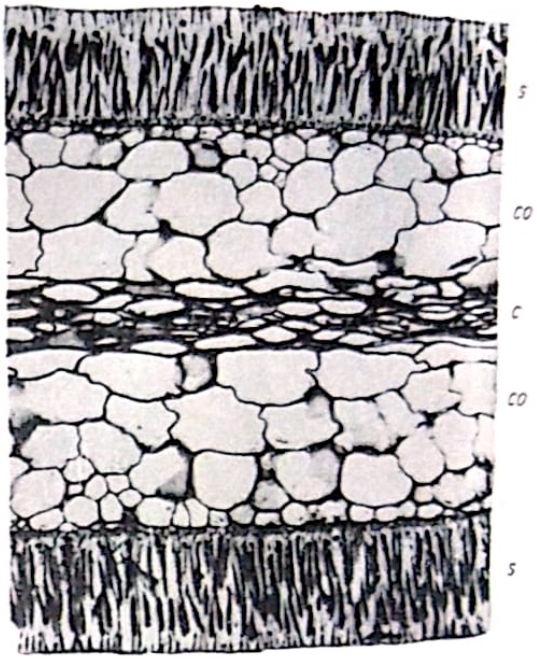


FIG. 15-26. *Nereocystis*. Corte transversal de una pequeña porción del talo en la que se ven esporangios, *s*, en capas superior e inferior, y la diferenciación de tejidos con un cordón central, *c*, rodeado por una región cortical, *co*.

FUCALES

Las Fucales constituyen el único orden de la clase Ciclospóreas y está representado por los géneros, relativa-

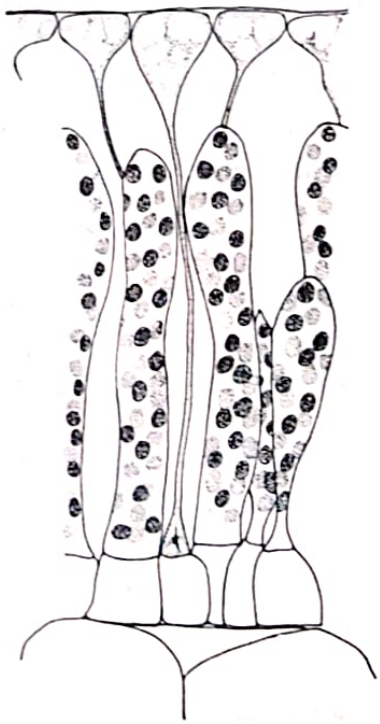


FIG. 15-27. *Nereocystis*. Vista aumentada de una porción del talo mostrando zoosporangios con zoosporas y paráfisis. *(Dibujado por Helen D. Hill.)*

FIG. 15-28. Una especie de *Laminaria*, con el órgano de sujeción bien desarrollado y ramificado, el tallo corto y el limbo bien desarrollado.

Escaneado con CamScanner

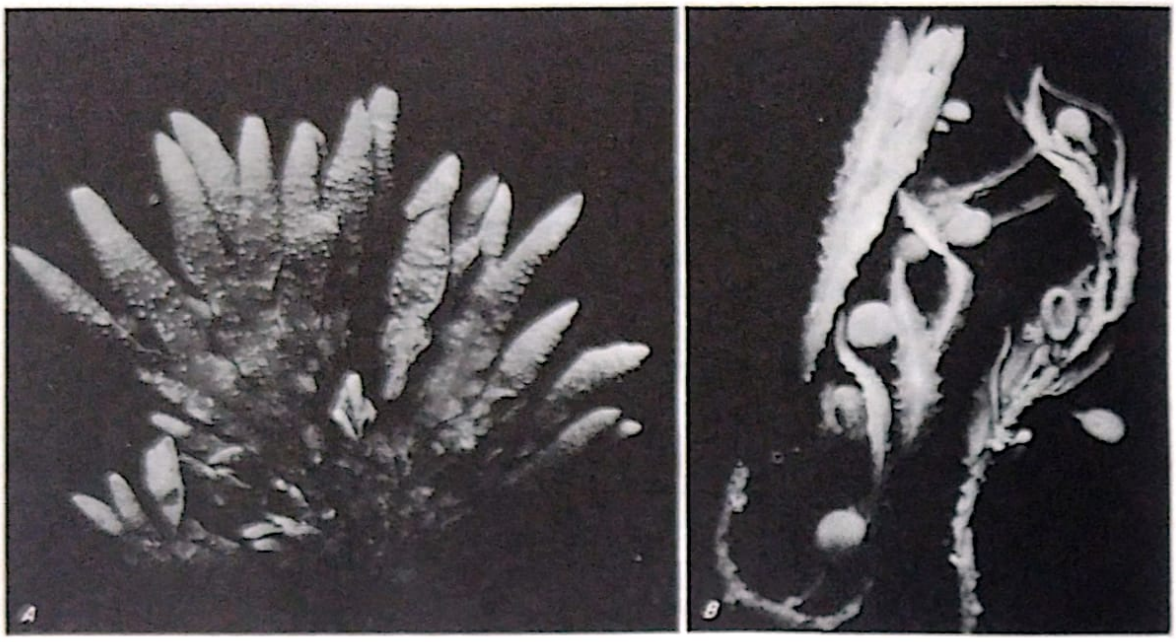


FIG. 15-29. *A*, una especie de *Fucus*, con los puntos de fructificación o receptáculos, que contienen los conceptáculos que se abren al exterior a través de los poros blancos elevados. Adviértase la ramificación dicotómica del talo. *B*, una especie de *Sargassum*, con falsos tallos, hojas y flotadores.

mente bien conocidos, *Fucus*, *Ascophyllum* y *Sargassum* (fig. 15-29, 15-30). Los ciclos vitales de los géneros relacionados son esencialmente los mismos. La clase se caracteriza por la ausencia de generaciones pluriloculares de vida libre. La mayoría de las Fucales crecen fijas a las rocas de la zona sometida al influjo de las mareas, si bien algunas viven a niveles más inferiores. En ciertas especies de *Sargassum*, el talo flota libremente.

El cuerpo de *Fucus* consta de un talo aplanado ramificado dicotómicamente de color verde oliva o pardusco. Las plantas macroscópicas crecen firmemente sujetas por un pie u órgano de sujeción expansionado, a rocas total o parcialmente sumergidas. Cuando está cubierto por el agua el talo flota en ella por medio de unas vesículas o flotadores.

El único método de ***reproducción asexual*** conocido en *Fucus* es la fragmentación. Cuando esto ocurre, los trozos separados pueden continuar viviendo como plantas flotantes. Esto ocurre especialmente en el género vecino, *Sargassum*. La ***reproducción sexual*** es oógama. Microgametos pequeños y muy móviles fecundan a los macrogametos o huevos mucho mayores.

Antes de conocerse el significado del ciclo cromosómico, se creía que las estructuras reproductoras de *Fucus* eran los órganos sexuales, anteridios y oogonios. Estas denominaciones todavía se conservan en algunas descripciones. Las investigaciones demuestran, sin embargo, que las meiosis tienen lugar y que las meiosporas son producidas efectivamente en las estructuras reproductoras, que

Escaneado con CamScanner

pueden por tanto denominarse esporangios. Las plantas de *Fucus* son, por tanto, esporofitos, es decir, plantas productoras de esporas. Puesto que las esporas y sus productos finales son de dos tamaños diferentes, los términos de microsporangios y macrosporangios pueden aplicárseles con propiedad. Estos esporangios junto con los filamentos estériles denominados ***parafisis***, se forman en pequeñas cavidades conocidas por ***conceptáculos***, que están agregadas en los vértices de las ramas originando unas formaciones cónicas, hinchadas, los ***receptáculos*** (figs. 15-29, *A*; 15-31). Los numerosos microsporangios se originan terminalmente sobre filamentos ramificados muy pequeños que surgen de las membranas internas del conceptáculo.

La meiosis, con formación de cuatro meiosporas, se realiza en el núcleo del joven microsporangio reduciendo el número de cromosomas de diploide a haploide. Las meiosporas quedan retenidas dentro de los microsporangios, donde cada una de ellas sufre una serie de cuatro divisiones mitóticas con formación de 16 células haploides. Este grupo de células puede considerarse como un gametofito muy reducido. Puesto que cada uno de los cuatro núcleos se comporta de la

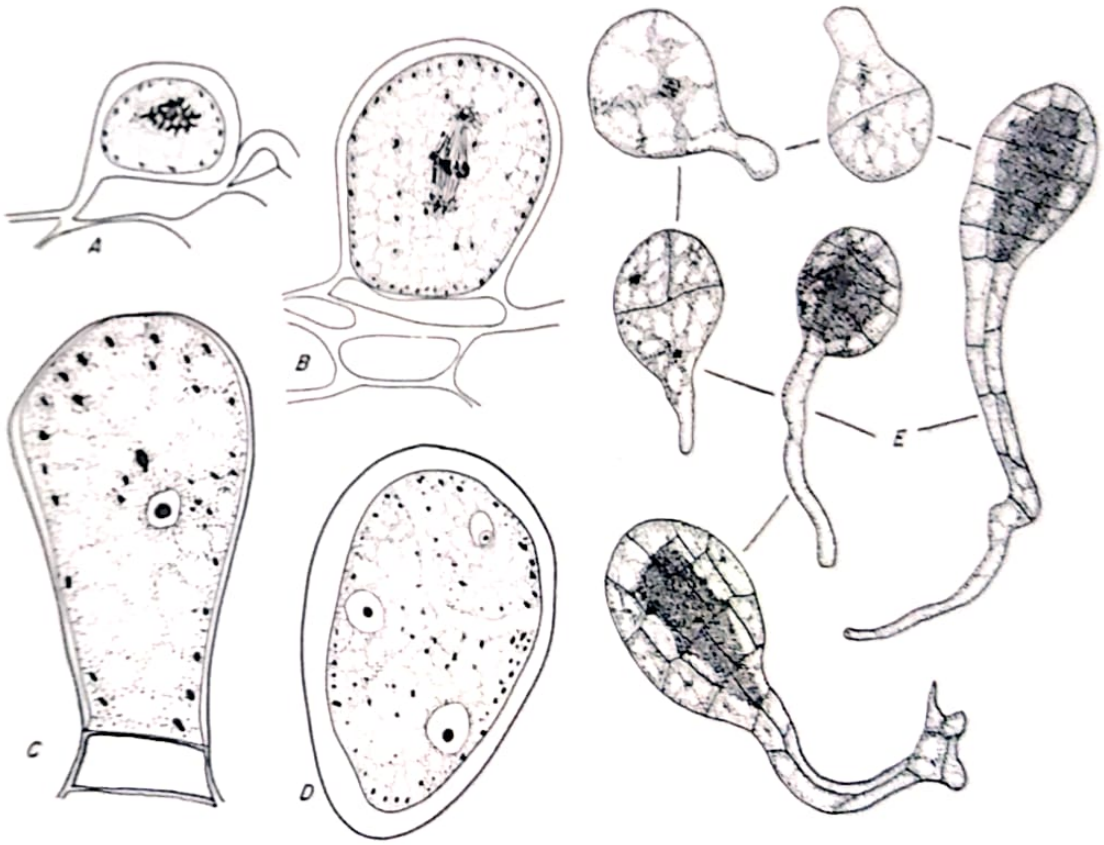


FIG. 15-30. Desarrollo de los macrosporangios en *Ascophyllum*. *A*, macrosporangio joven; *B*, división nuclear en el oogonio con reducción del número cromosómico de 2*N* a 1*N*; *C*, macrosporangio joven, mostrando el desarrollo de la célula basal; *D*, macrosporangio con cuatro células, cada una de ellas con 1*N* cromosomas; *E*, esporofitos de *Fucus*, indicando el desarrollo progresivo desde la fase de una sola célula hasta la planta pluricelular provista de un pequeño órgano de sujeción. *(E. dibujado por Helen D. Hill.)*

Escaneado con CamScanner

misma manera, existen cuatro de estos gametofitos de 16 células, haciendo un total de 64 células haploides, cada una de las cuales desarrolla finalmente un microgameto, o espermatozoide, con el número reducido de cromosomas. Los espermatozoides son formaciones diminutas ligeramente alargadas que deben su movilidad a dos flagelos implantados lateralmente. Al alcanzar la madurez, los espermatozoides huyen del microsporangio y nadan hacia los huevos. La meiosis también se realiza en el núcleo del joven macrosporangio con formación de cuatro núcleos de meiosporas. De nuevo, como en el caso de las meiosporas formadas en el microsporangio, las esporas no son expulsadas sino que quedan retenidas en el macrosporangio. Mediante una simple división mitótica que sigue inmediatamente a la meiosis, cada meiospora forma un pequeño gametofito binucleado. Puesto que en este casi existe únicamente una generación celular en el

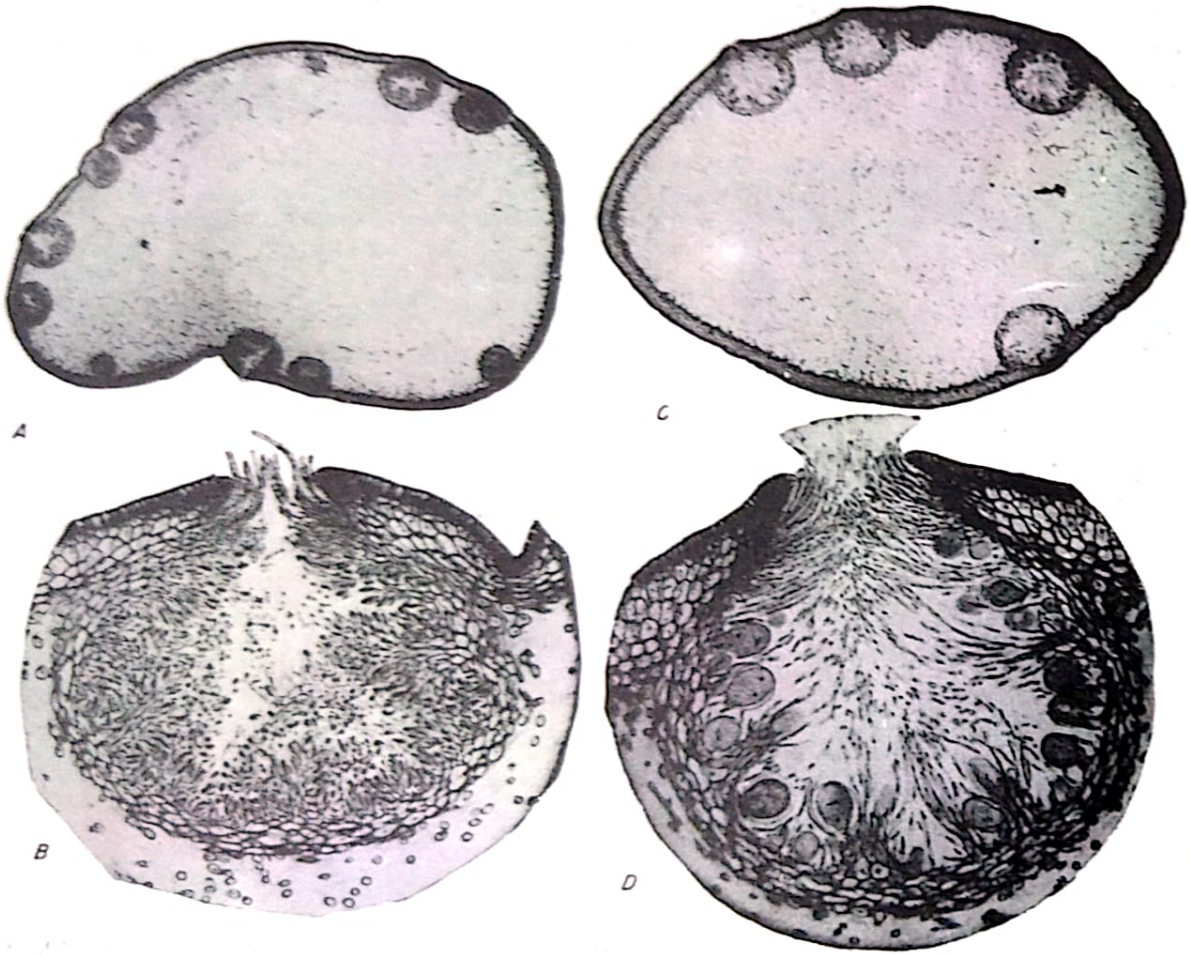


FIG. 15-31. *Fucus*, reproducción sexual. *A*, sección transversal de un receptáculo con varios conceptáculos; *B*, conceptáculo aumentado, con numerosos microsporangios y pelos estériles o parafisis; *C*, sección transversal de un receptáculo mostrando cuatro conceptáculos; *D*, conceptáculo aumentado, con numerosos macrosporangios y pelos estériles o parafisis.

Escaneado con CamScanner

tejido gametofítico, existe un total de ocho núcleos. Membranas de separación dividen más tarde al citoplasma en ocho bloques, cada uno de ellos con un núcleo haploide. Cuando estas masas celulares se redondean, se transforman en macrogametos inmóviles o huevos. Al alcanzar la madurez, son expulsados del esporangio y flotan en el agua.

Cuando los gametos son expulsados de los conceptáculos, los grandes huevos inmóviles que flotan libremente en el agua, quedan pronto rodeados por centenares de diminutos espermatozoides que son atraídos por ellos. Los espermatozoides, según se indica, fijan un flagelo a la superficie del huevo mientras que el otro continúa libre agitando el agua. Los espermatozoides fijados de esta manera por razón de su movilidad, ponen a los huevos inmóviles en rotación, que puede continuar hasta que un espermatozoide penetra en el huevo fecundándolo. La unión del espermatozoide y del huevo termina la fase haploide, sorprendentemente corta, o gametofítica de *Fucus*. El cigoto comienza inmediatamente a crecer y desarrolla la planta esporofítica que se sujeta a un soporte adecuado, se desarrolla convirtiéndose en una planta madura de *Fucus*, y repite el ciclo vital.

El rasgo peculiar de la reproducción en *Fucus* es la retención de las meiosporas, su crecimiento formando gametofitos reducidos y la eventual formación de gametos tanto dentro de los micro como de los macrosporangios. Los esporangios sirven por consiguiente a la vez de cajas de esporas y de gametangios. La observación parcial condujo primeramente a suponer que los esporangios eran órganos sexuales. Incluso después de conocerse los fenómenos del ciclo cromosómico, ha persistido la confusión de los términos empleándose los de anteridios y oogonios para designar a los micro y a los macrosporangios. Actualmente se reconoce que morfológicamente, las estructuras reproductoras de *Fucus* son esporangios y no verdaderos órganos sexuales. Han sido comparados a las anteras de las plantas con flores, que son microsporangios que retienen a las microsporas hasta que los microgametofitos o gametofitos masculinos están parcialmente desarrollados.

CIANOFITAS

Características generales. Las algas verdeazuladas son las únicas algas en las que los pigmentos no están contenidos dentro de plastidios definidos. Además de clorofilas, carotenos y xantofilas, existe también un pigmento azul, la ficocianina, y otro rojo, la ficoeritrina, presentes dentro de la porción periférica del protoplasto. El cuerpo central, un núcleo de tipo primitivo, carece de membrana y de nucléolos. Aunque no sea especialmente característica del grupo, no hay producción de células móviles y no existe reproducción gamética.

Aproximadamente 1500 especies se colocan en una clase única, en la que están representadas tanto especies terrestres como de agua dulce. Las formas

Escaneado con CamScanner

de agua dulce habitan en lugares terrestres húmedos o bien son acuáticas, alcanzando su máximo desarrollo en aguas estancandas con abundante materia orgánica en descomposición. Las que crecen en manantiales termales son de especial interés para los botánicos.

Forma y desarrollo estructural. La forma más sencilla es la simple célula aislada, aunque por división celular, estos individuos forman agregados de masas sueltas que no tienen una forma lo suficientemente definida para que pueda considerárseles como colonias. Cada célula consta de un protoplasto único rodeado por una vaina gelatinosa (fig. 15-32). De estos individuos aislados o de las colonias indefinidas, podemos observar el desarrollo de la formación de colonias que se realiza según tres líneas: 1) una agregación de células que

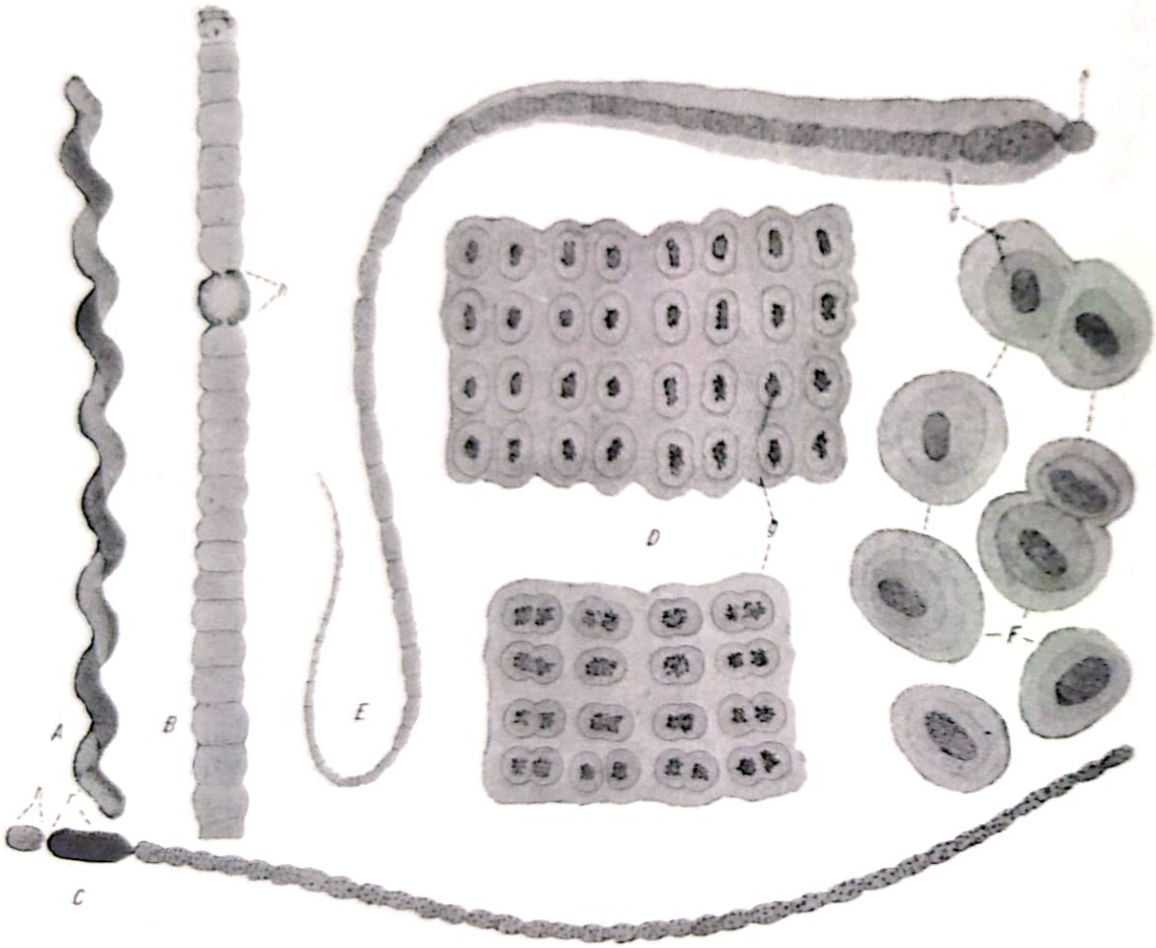


FIG. 15-32. Algas verdeazuladas. *A*, *Spirulina*, forma vegetativa; *B*, *Anabaena*, filamento vegetativo con un heterocisto, *h*; *C*, *Cylindrospermum*, filamento compuesto principalmente de células vegetativas, con heterocisto basal, *h*, y célula en reposo, *r*; *D*, *Merismopedia*, con células en los primeros estadios de división a la derecha y estadios avanzados a la izquierda, todas ellas incluidas en una matriz gelatinosa, *g*; *E*, filamento completo de *Gloeotrichia*, mostrando la vaina gelatinosa, *g*, y el heterocisto basal, *h*; *F*, células de *Gloeotheca*, cada protoplasto central está rodeado por una o más vainas gelatinosas, *g*.

Escaneado con CamScanner

culmina en una colonia esférica más bien definida de pocas células o bien de gran número de las mismas como en *Gloeocapsa* y otras formas; 2) un agregado de células todas ellas en un plano, formando una colonia cuadrada plana de una sola capa de células como en *Merismopedia*, y 3) una sola hilera de células unidas por sus extremos formando una larga cadena o filamento, como en *Nostoc* y otros géneros (fig. 15-32).

El desarrollo de estos tipos de colonias en relación con la división celular puede considerarse como determinada por la progresiva restricción de los planos y direcciones según las cuales puede tener lugar la división celular.

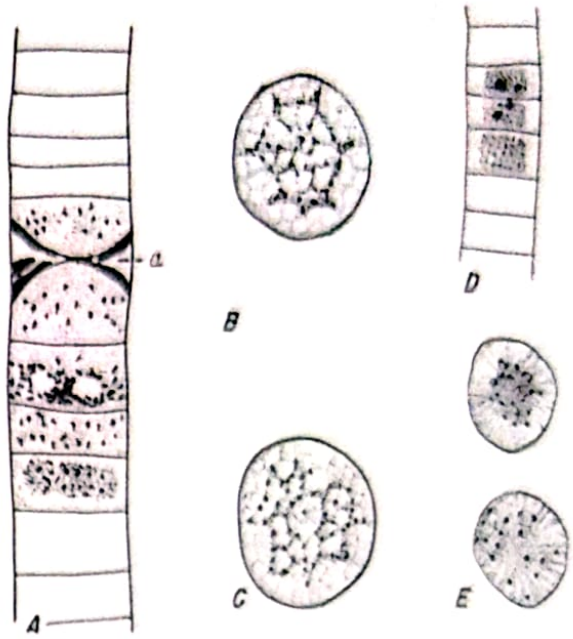


FIG. 15-33. *Oscillatoria*. *A*, células de un filamento con contenido granular; en *a*, célula muerta o cóncava; *B*, *C*, *E*, secciones transversales mostrando el cuerpo central y el protoplasma periférico; *D*, células de un filamento en las que se observa el cuerpo central.

La diferenciación de las células en la colonia ha ido más allá en algunas colonias filamentosas que en cualquiera de los restantes tipos. Por ejemplo, en *Gloeotrichia* (fig. 15-32, *E*) y *Rivularia*, el ***heterocisto***, una célula especializada, ocupa siempre una posición basal y se encuentran en su proximidad células en reposo, mientras que las células vegetativas disminuyen gradualmente de tamaño hasta formar una extremidad en forma de látigo, en el otro extremo.

Estructura celular. La investigación de la estructura celular de las algas verdeazuladas ha constituido un problema interesante, aunque difícil. El interés se centra en torno al hecho de que estas plantas son universalmente reconocidas como constituyendo un grupo primitivo, y por consiguiente, la investigación de la estructura celular debería arrojar alguna luz sobre la cuestión del origen y desarrollo del protoplasto altamente organizado de las plantas superiores. Estas investigaciones han conducido a menudo a resultados contradictorios o a interpretaciones en conflictos; por consiguiente, no todos los problemas que han sido estudiados pueden considerarse como resueltos. La afirmación de que la organización celular dentro del grupo de las algas verdeazuladas es de un tipo muy primitivo está en pleno acuerdo con la opinión corriente sobre el particular, y esta idea puede constituir uno de los principios fundamentales en el estudio de las Cianofitas.

El cuerpo central o núcleo primitivo. El rasgo más notable en relación con el cuerpo central o núcleo incipiente de las algas verdeazuladas es que carece de

Escaneado con CamScanner

membrana limitante, formación característica de las células de las plantas superiores. El cuerpo central, frecuentemente de forma radial, es de configuración irregular, dependiendo de la forma de la célula, y ocupa cerca de un cuarto a un tercio del volumen total de la célula. El cuerpo parece presentar una red de material incoloro, en las mallas de la cual están imbibidos gránulos de cromatina. Es interesante advertir que la red del cuerpo central se continúa con una red semejante en el citoplasma. En dicho cuerpo central existen otras substancias granuladas, además de la cromatina, pero esta última constituye su contenido más importante.

El citoplasma, pigmentos e inclusiones. El citoplasma rodea al núcleo incipiente y contiene los pigmentos de la célula, junto con diversas clases de reservas alimenticias en forma granular, y otras inclusiones. Los pigmentos comúnmente presentes son la clorofila, caroteno, xantofila y ficocianina. Los tres primeros de estos pigmentos son los que se encuentran en todas las plantas verdes y han sido ya estudiados en el capítulo 3. La ficocianina es un pigmento azulado soluble en el agua que se halla disuelto en el agua del citoplasma. En conjunto, estos pigmentos son responsables del color verdeazulado característico de las Cianofitas. Además de los pigmentos mencionados, en algunas formas marinas se encuentra un pigmento rojo, que en ocasiones enmascara a los otros pigmentos proporcionando al agua en que se encuentran dichas formas un brillante color rojo, como ocurre en el Mar Rojo.

La membrana celular y la vaina celular gelatinosa. Cada protoplasto está rodeado por una membrana celular de naturaleza celulósica y ésta, a su vez, por una vaina gelatinosa. La vaina celular gelatinosa o mucilaginosa, está compuesta por capas y con frecuencia aparece coloreada.

Diferenciación celular. Alguna, aunque no importante diferenciación de las células se encuentra en las formas coloniales de las algas verdeazuladas. En algunas de las formas filamentosas, como en los géneros *Nostoc, Cylindrospermum* y *Anabaena,* se presentan ciertas células denominadas ***heterocistos*** a intervalos irregulares en el filamento (fig. 15-32, *B*). Estos heterocistos son algo mayores que las células vegetativas ordinarias del filamento y aparecen llenas de un material homogéneo. En las primeras fases de su desarrollo, unos poros establecen la conexión de los heterocistos con las células vegetativas, pero más tarde estos poros se cierran por el gradual espesamiento de las membranas del heterocisto. Existen dudas acerca de la función del heterocisto, y de hecho no es seguro que ejerza ninguna función determinada aparte de la de servir para separar los filamentos en secciones denominadas ***hormogonios.*** Se ha sugerido que los heterocistos sirven como receptáculos de materiales alimenticios almacenados. Otra teoría propuesta sugiere que son los restos de órganos reproductores, los cuales, por alguna razón, han degenerado al avanazar los procesos de la evolución. En el género *Oscillatoria* no hay verdaderos heterocistos, pero los hormogonios están limitados por células muertas denominadas ***células cóncavas*** (fig. 15-33, *A*). En

Escaneado con CamScanner

los procesos reproductores de algunas especies se observa asimismo la diferenciación celular que determina la formación de ***células de reposo*** de gruesas membranas (erróneamente calificadas de esporas) (fig. 15-32, *C*).

Reproducción. Los métodos de multiplicación y de reproducción son asexuales y se realizan por medio de formaciones inmóviles.

En todos los vegetales pluricelulares, la división celular es el principal método mediante el cual tiene lugar el aumento del número de individuos. En las algas verdeazuladas, se discute el exacto mecanismo de la división celular, algunos botánicos sostienen para las formas que han investigado únicamente una forma sencilla de amitosis, mientras que otros, trabajando con diferentes especies, señalan, en algunos casos, un tipo sencillo de formación de huso y otros indicios de una mitosis primitiva.

La fragmentación de la colonia juega un importante papel en la diseminación. En las especies filamentosas, los filamentos se rompen generalmente por los heterocistos. Los hormogonios quedan con ello libres, y cada uno de ellos se convertirá nuevamente en una colonia madura.

Bajo ciertas condiciones, pueden formarse células en reposo a partir de las células vegetativas ordinarias, las cuales aumentan de tamaño y forman membranas gruesas y resistentes.

RODOFITAS

Características generales. La clase de las Rodofitas, o algas rojas, gran grupo compuesto en su mayoría por algas marinas, gozan de distribución mundial, presentando el mayor muestrario de especies en las aguas cálidas de las zonas tropicales, subtropicales y templadas. Sin embargo, algunas de las formas de mayor tamaño viven en los océanos más fríos. Los colores característicos de las Rodofitas son debidos a dos pigmentos accesorios a la clorofila. Las algas rojas viven generalmente fijas principalmente a las rocas próximas a la costa. En ocasiones viven como epífitas sobre plantas acuáticas mayores, y unas pocas son parásitas de otros vegetales. Aunque la mayoría de las algas rojas son marinas, unas pocas viven en aguas dulces. Un habitat favorito de las formas de agua dulce son los arroyos de montaña, los manantiales y otros lugares donde el agua está bien aireada.

Forma y estructura. La brillante coloración y delicada estructura proporcionan gran belleza a muchas algas rojas (fig. 15-34). En conjunto son mayores que las Clorofitas pero nunca alcanzan las proporciones de las algas pardas como las Laminariales. En cuanto a la forma, las Rodofitas van desde las plantas filamentosas, frecuentemente heterótricas, a los talos extendidos que pueden alcanzar alrededor de un metro de longitud. Algunas tienen forma de cinta y presentan una considerable diferenciación en sus tejidos. Células pe-

Escaneado con CamScanner

queñas situadas en una capa externa del talo contienen cloroplastos y son, por consiguiente, centro de la actividad fotosintética. Una parte central está constituida por células mayores. Algunas formas delgadas constan de varias hileras de células que parecen tubos o sifones. La presencia de substancias gelatinosas en el talo es característica de muchas algas rojas. En las formas ramificadas sencillas, los filamentos están recubiertos por una vaina de naturaleza gelatinosa que hace que toda la planta sea escurridiza al tacto. El agar-agar, substancia gelatinosa muy empleada como medio de cultivo para hongos y bacterias, se obtiene de los talos de algunas especies de algas rojas. Esta substancia se emplea asimismo en algunos productos dietéticos y en la preparación de determinados medicamentos. Las algas rojas constituyen parte importante de la alimentación de los pueblos orientales y se venden frecuentemente en los mercados de las ciudades costeras de los Estados Unidos. Al cocerlas suelen conservar tanto el color como la naturaleza gelatinosa.

Las algas rojas poseen una estructura definida que revela una organización elevada. Generalmente hay un solo núcleo, aunque algunas células son plurinucleadas. Uno o varios plastidios, que pueden contener pirenoides, flotan en el citoplasma. Los plastidios contienen el pigmento verde clorofílico, varios carotenoides amarillos, un pigmento rojo soluble en agua, la ***ficoeritrina,*** y en algunos casos otro azul, la ***ficocianina.*** Los pigmentos rojo y azul enmascaran el color verde de la clorofila. Los productos de la fotosíntesis son azúcares. Los alimentos de reserva de las algas rojas pueden presentarse en forma de alcoholes, pero generalmente se almacenan en forma de polisacáridos como pequeños gránulos libres en el citoplasma más bien que en los plastidios y reciben el nombre de ***almidón florídeo.*** Tratado con yodo, el almidón florídeo adquiere color amarillento que vira más tarde al púrpura rojizo. En los tejidos de las algas rojas se encuentran generalmente ***conexiones protoplasmáticas*** muy aparentes que pasan a través de orificios o poros abiertos en las membranas terminales de las células.

Reproducción sexual. Un rasgo característico de las Rodofitas es la falta total de cilios o flagelos y, por consiguiente, de motilidad de todos los elementos reproductores. La reproducción sexual oógama es general y se realiza mediante pequeñas células masculinas, o microgametos, y células femeninas mayores, o macrogametos, formados generalmente en pies separados. Los órganos sexuales masculinos son sencillos, pero los femeninos son estructuras muy particulares asociadas con tejido accesorio complejo. Los órganos sexuales masculinos, los anteridios o espermatangios, son formaciones, sencillas, unicelulares, que aparecen agrupados en gran número sobre ramas del cuerpo del vegetal. Cada anteridio contiene un solo gameto masculino o microgameto, denominado *espermacio,* que se escapa al alcanzar la madurez. Los espermacios contienen generalmente un solo núcleo, pero en algunos pocos géneros este núcleo se divide formándose dos núcleos. Puesto que los espermacios carecen de estruc-

Escaneado con CamScanner

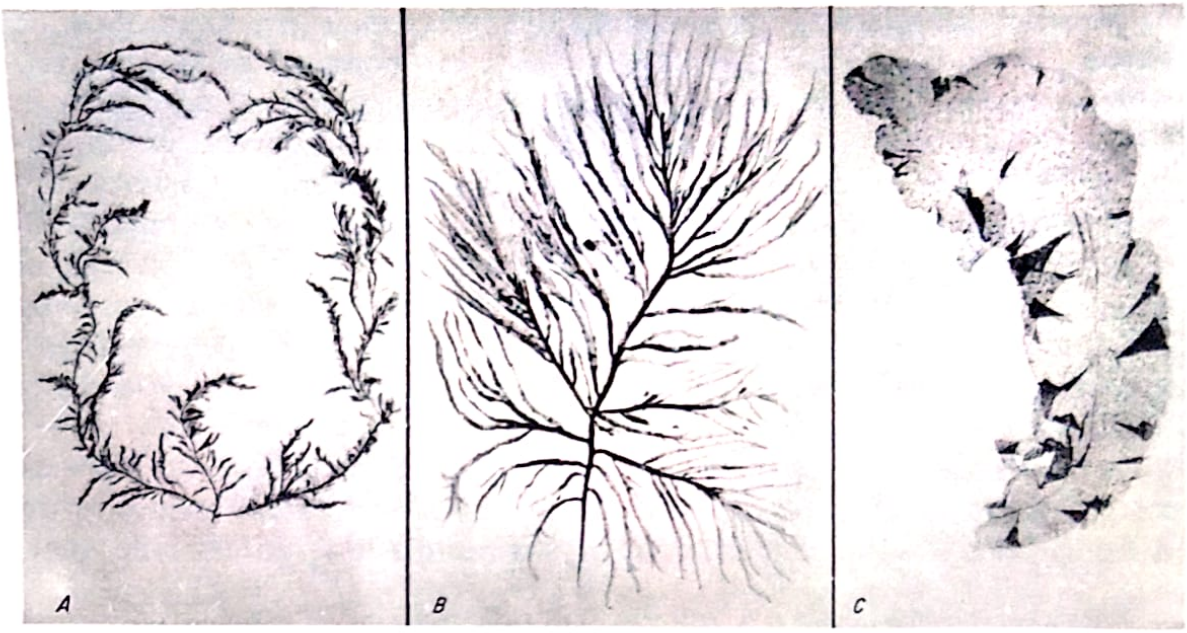


FIG. 15-34. Varias especies de algas rojas. *A, Dasya; B, Gardiella; C, Grinnellia.*

turas para el movimiento, flotan en el agua, encaminándose de este modo hacia los órganos sexuales femeninos.

El órgano sexual femenino de las algas rojas se denomina ***carpogonio.*** Se trata de una estructura muy compleja (fig. 15-36, *E, F*) que consta de una parte basal abultada o hinchada y de una proyección alargada denominada ***tricógino.*** Existe una considerable diversidad en cuanto a la forma y tamaño del tricógino en los diferentes géneros. Este órgano puede estar separado del carpogonio propiamente dicho por una membrana celular o puede ser simplemente una proyección del carpogonio. En los casos en que el tricógino está separado como una célula aparte, posee su propio núcleo; en otros casos puede carecer de núcleo. La célula carpogonial corresponde en todos sus detalles esenciales con el oogonio de las algas verdes. Contiene un protoplasto, con núcleo y citoplasma, que comprende el gameto femenino. El carpogonio se forma sobre una rama del filamento, denominada rama carpogónica, compuesta por varias células abultadas y especializadas. Cuando los gametos alcanzan la madurez, el espermacio se desplaza flotando hacia el órgano sexual femenino, fijándose al tricógino. Después de que las partes de las membranas celulares que han entrado en contacto se han disuelto, el núcleo pasa a través del tricógino descendiendo hacia el carpogonio, donde se fusiona con el núcleo del gameto femenino, verificándose de este modo la fecundación.

Reproducción asexual. Además de sus diversos modos de reproducción sexual muchas algas rojas poseen también métodos de multiplicación asexual. Uno de los procedimientos más frecuentes consiste en la formación de una estructura unicelular denominada ***monospora,*** formada en un esporangio sin

Escaneado con CamScanner

modificación del número de cromosomas. Una vez expulsada, la monospora germina, dando lugar a una nueva planta. Las monosporas se producen generalmente en las plantas haploides y sirven para multiplicar los individuos en esta fase. Además de las monosporas, se encuentran las ***bisporas,*** producidas en número de dos en un esporangio, y las ***polisporas,*** en mayor número. El término de ***paraspora*** se aplica a algunas de las células que intervienen en la reproducción asexual. La citología del desarrollo en estos tipos de esporas no se conoce del todo. Posiblemente las bisporas son simplemente monosporas que se han dividido. Puesto que las plantas diploides que normalmente llevan tetrasporas producen a veces polisporas o parasporas, algunos investigadores consideran a estas células reproductoras asexuales como derivadas de los tetrasporangios. Quizás la producción de todas estas clases de esporas debería considerarse como métodos no sexuales de multiplicación complementarios de la reproducción sexual, que se presentan regularmente a lo largo del ciclo vital.

Nemalionales

Muchos miembros de este orden producen carposporas haploides, verificándose en el carposporangio la división reductora. En estas formas no se forma el tetrasporofito de vida libre. En muchos géneros, los filamentos carposporangiales se forman directamente del carpogonio. Aun cuando se discute algo la verdadera posición taxonómica de ciertas familias, el orden se divide en la actualidad en siete familias, siendo marinos la mayoría de los géneros.

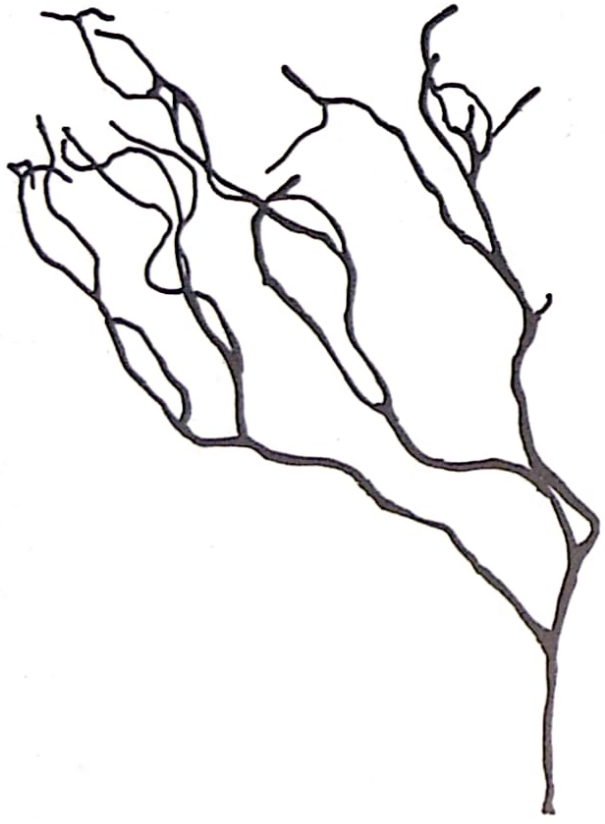


Fig. 15-35. *Nemalion.* Filamento ramificado.

Batrachospermum. *Batrachospermum* es un género de agua dulce que se encuentra en aguas frías claras en lugares donde existe sombra. El talo posee un eje central principal con pequeñas ramas laterales. Estas ramas están visiblemente bifurcadas, y de las células basales de las más viejas parten unas extensiones rizoidales, dirigidas hacia abajo, que rodean a la única hilera de células axiales, por lo que el eje parece pluricelular. Este hábito de crecimiento determina la formación de un talo más complicado que el de muchas otras formas de agua dulce.

Escaneado con CamScanner

Los ***espermatangios*** (anteridios) y ***carpogonios*** pueden formarse en el mismo talo o en talos diferentes. Los espermatangios se forman en los extremos de filamentos y cada espermatangio contiene un solo espermacio. Los carpo-

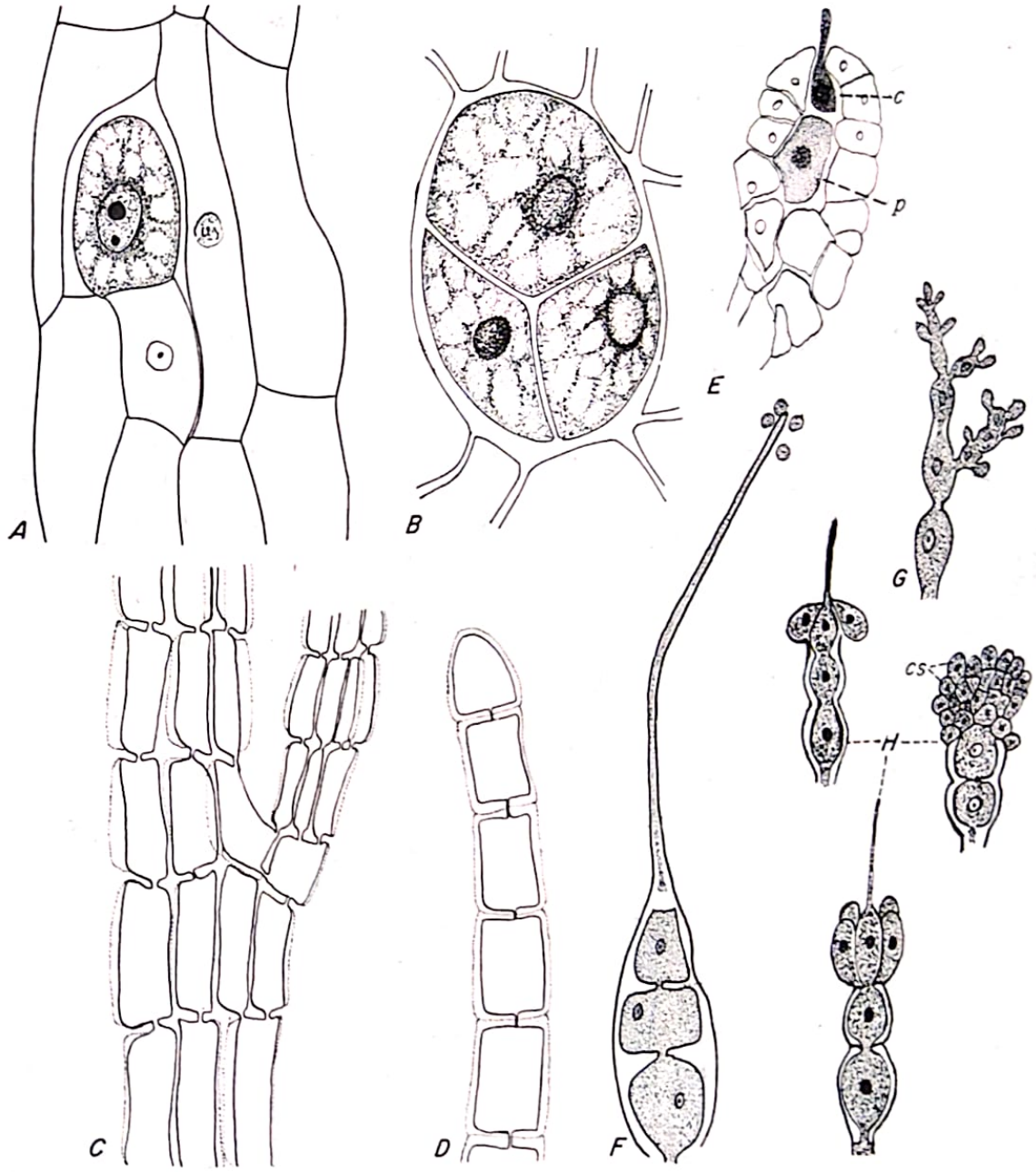


FIG. 15-36. *Polysiphonia. A*, esporangio joven; *B*, tetrasporas; *C*, parte de la planta mostrando la organización de filamentos de varios «sifones» y las conexiones citoplasmáticas entre las células; *D*, pequeña porción de un filamento de *Plumaria*, en la que se observan las conexiones citoplasmáticas entre las células; *E-H*, reproducción sexual en las algas rojas; *E*, procarpio joven de *Polysiphonia; c*, carpogonio con tricógino; *p*, célula pericéntrica; *F*, *Nemalion*, rama carpogónica, con carpogonio y tricógino con espermacios adheridos; *G*, rama anteridial; *H*, diferentes estadios de desarrollo del cistocarpio y carposporas, *cs*, subsiguientes a la fecundación. *(B-D, F-H dibujados por Helen D. Hill.)*

Escaneado con CamScanner

gonios se originan sobre filamentos carpogoniales y el carpogonio posee generalmente un tricógino muy visible.

Después de la fecundación, derivados del núcleo del cigoto emigran hacia los filamentos gonimoblásticos, formados directamente en la base del carpogonio. Aunque no se haya comprobado definitivamente para *Batrachospermum*, muy probablemente la división del núcleo del cigoto es meiótica y se forman carposporas haploides. Bajo condiciones ambientales apropiadas, las carposporas germinan para formar nuevos gametofitos.

Nemalion. *Nemalion* vive como planta anual sujeta a las rocas o a otros substratos convenientes en la zona sometida a la acción de las mareas. Su distribución es algo limitada, pero es abundante en los lugares donde se halla presente. El cuerpo de la planta madura está constituido por un núcleo central incoloro de filamentos entrecruzados de células alargadas y de una capa envolvente pigmentada de cortos filamentos laterales ramificados (fig. 15-35).

Nemalion es homotálico, y tanto los carpogonios como los espermatangios (anteridios) se forman sobre el mismo talo, aunque en momentos diferentes. Se forman ramas espermatángicas, portadoras de muchos espermatangios, y dentro de cada espermatangio se forma un solo espermatangio inmóvil. Los filamentos carpogoniales se forman a partir de la división de un solo carpogonial inicial, y están formados por tres a cinco células. La célula terminal del filamento carpogonial con su protuberancia alargada, el tricógino, actúa de carpogonio (fig. 15-36, *F*).

FIG. 15-37. *Polysiphonia.* Planta espermatángica.

Espermacios inmóviles pueden fijarse sobre el tricógino. Después de la división del único núcleo del espermacio, ambos núcleos pasan al interior del tricógino y emigran hacia la base del carpogonio y el único núcleo carpogonial. Uno de los dos núcleos masculinos se fusiona con el núcleo femenino (carpogonial) para formar el núcleo del cigoto. La división del núcleo del cigoto es meiótica. La división continuada de los núcleos hijos y la subsiguiente aparición de membranas celulares determina la formación de filamentos laterales, cada uno de los cuales se denomina filamento ***gonimoblástico,*** en el cual

Escaneado con CamScanner

la célula terminal aumenta de tamaño y se convierte en carposporangio. La carpospora se libera del carposporangio. Aproximadamente al mismo tiempo se fija a algún substrato y esta espora desnuda se rodea de una membrana engrosada. Algo más tarde, la germinación da lugar a un estadio de desarrollo semejante al protonema, que en muy poco tiempo se transforma en el cuerpo del vegetal adulto.

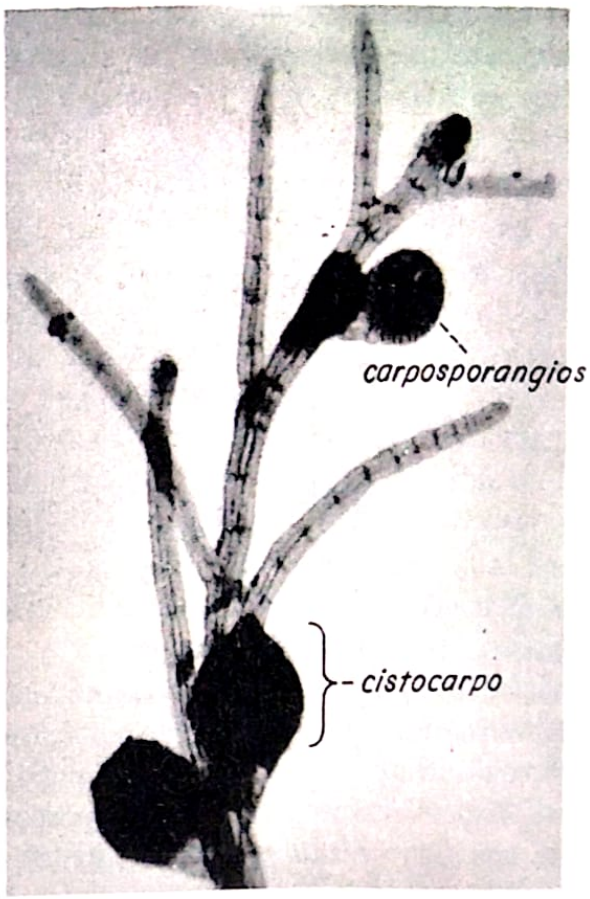


FIG. 15-38. *Polysiphonia.* Planta carpogónica.

CERAMIALES

Polysiphonia. *Polysiphonia* es una alga roja relativamente común a lo largo de ambas costas de los Estados Unidos. Su cuerpo vegetativo está formado por 5 a 13 sifones o filamentos unidos (fig. 15-366, *A-C*). Estos filamentos presentan las conexiones protoplasmáticas intercelulares características de las algas rojas. Las plantas son pequeñas, generalmente de pocos a varios centímetros de longitud. Aunque generalmente se la utiliza como ejemplo del ciclo vital de las algas rojas, *Polysiphonia*, es de hecho uno de los pocos géneros en los que se ha comprobado que las carposporas germinan para formar ***tetrasporofitos*** y que las ***tetrasporas*** germinan dando lugar a gametofitos.

Los gametofitos de la mayoría, si no de todas las especies de *Polysiphonia*, son heterotálicos y los carpogonios y espermatangios se desarrollan sobre plantas femeninas y masculinas, respectivamente. Los espermatangios forman agrupaciones (fig. 15-37) sobre ramas fértiles y cada uno de ellos libera un solo espermacio por ruptura de su membrana.

Los procarpios se originan sobre ramas fértiles cortas del gametofito femenino (fig. 15-38). El origen del procarpio implica la división de las dos células inferiores de la rama fértil corta con objeto de formar las células envolventes denominadas ***células pericentrales.*** Una de estas células pericentrales deriva de la célula superior de las dos más inferiores, actúa como célula soporte del filamento carpogónico. Esta célula soporte (pericentral) se divide para dar lugar a un carpogonial inicial, el cual, mediante nuevas divisiones celulares, forma

Escaneado con CamScanner

un filamento carpogonial curvado de cuatro células, la terminal de las cuales se convierte en el carpogonio con su tricógino alargado (fig. 15-36, *E*).

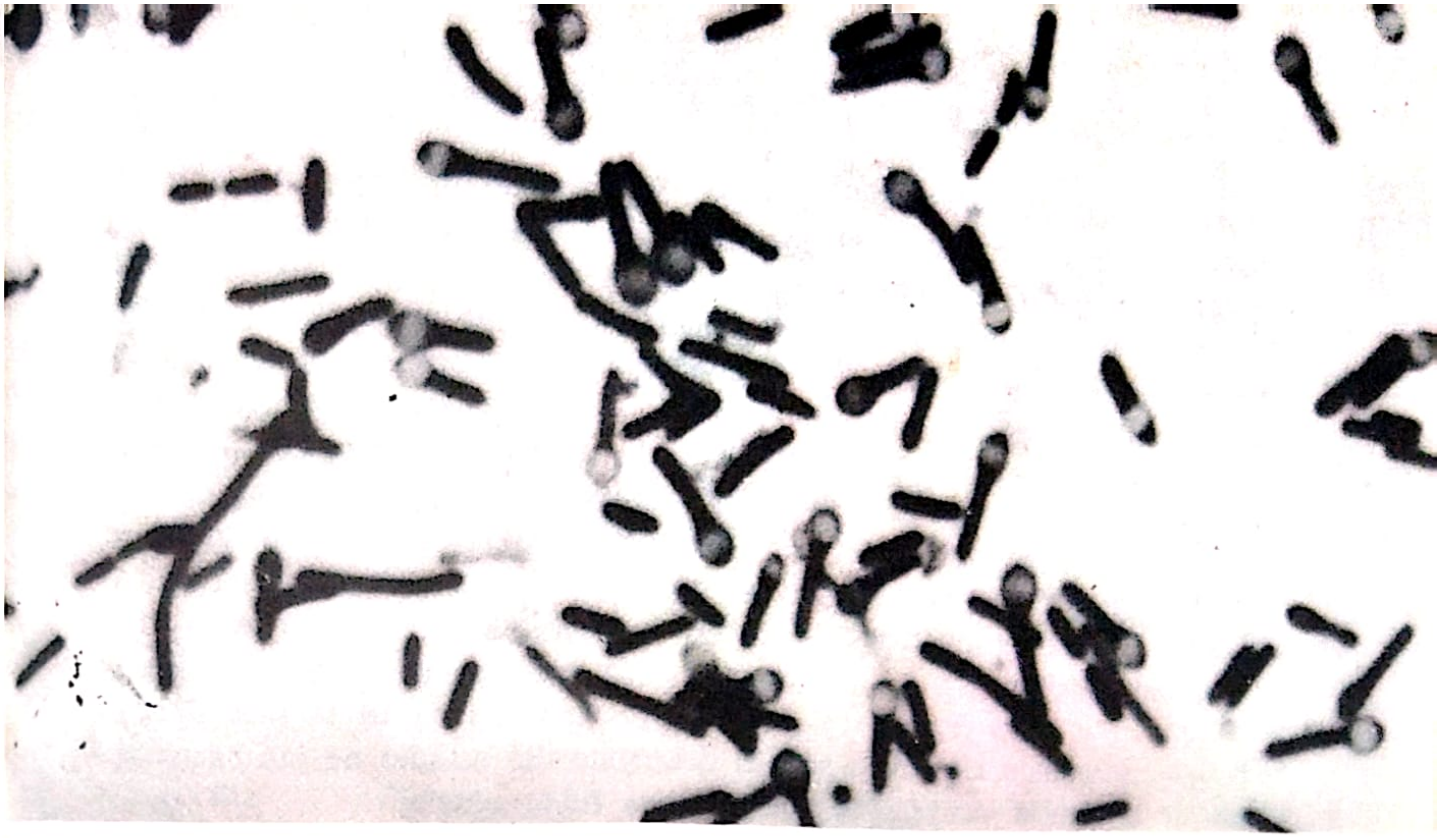
Mientras el filamento carpogonial se está formando, la célula soporte se divide para producir otras dos iniciales, una denominada ***filamento inicial estéril basal*** y la otra ***filamento inicial estéril lateral.*** Aproximadamente en esta fase de desarrollo del carpogonio y de las partes estériles con él relacionadas, el núcleo masculino de un espermacio ha alcanzado el núcleo femenino del carpogonio efectuándose la fecundación. Poco después de ésta el filamento inicial estéril lateral se divide para formar un filamento estéril de 4 a 10 células y el filamento inicial estéril basal se divide para convertirse en un filamento estéril de dos células. Una tercera división de la célula soporte produce una ***célula auxiliar,*** la cual desarrolla poco después una conexión tubular con la base carpogonial, y el núcleo diploide (cigoto) del carpogonio emigra hacia la célula auxiliar.

Numerosos filamentos gonimoblásticos compactos se desarrollan a partir de la cara superior de la célula auxiliar, y cada célula del filamento posee un solo núcleo diploide (cigoto). Los carposporangios se forman a partir de la célula terminal de cada filamento gonimoblástico, formándose una sola carpospora diploide dentro de cada carposporangio. El desarrollo de los filamentos gonimoblásticos, carposporangios y carposporas está acompañado por la formación de una sola ***célula placental,*** grande, que resulta de la fusión de la célula soporte, la célula auxiliar y las células de los filamentos estériles. El filamento carpogonial no contribuye a la formación de la célula placental.

El más bien complicado carposporofito, constituido por la célula placental y muchos filamentos gonimoblásticos portadores de carposporangios en sus extremos, es rodeado pronto por un ***pericarpio*** en forma de urna constituido por células estériles procedentes de la división de otras células pericéntricas adyacentes a la única célula pericéntrica que sirvió para originar al carpogonial inicial. Toda la estructura recibe el nombre de ***cistocarpio*** (fig. 15-38).

Las carposporas diploides germinan dando lugar a plantas tetraspóricas, tetrasporofitos, unas pocas células de las cuales se convierten en tetrasporangios. El protoplasto de un tetrasporangio se divide meióticamente para formar cuatro tetrasporas haploides, las cuales, después de su liberación, germinan para formar gametofitos.

Escaneado con CamScanner



Bacterias del tétanos. *(Fotografía registrada publicada por cortesía de la General Biological Supply House Incorporated, Chicago, Illinois.)*

16. Bacterias, virus, actinomicetos, mixomicetos

BACTERIAS

Características generales. Las bacterias son organismos unicelulares microscópicos, frecuentemente denominados «gérmenes» y «microbios». Su relación con otros seres vivientes es muy oscura. Por su estructura, ausencia de un núcleo definido y reproducción exclusivamente asexual, se asemejan a las algas verdeazuladas y, junto con ellas, se colocan frecuentemente dentro de un grupo particular denominado de los ***Esquizomicetos.*** Se diferencian de las algas verdeazuladas en que sus células carecen de clorofila y, por consiguiente, son incapaces, salvo un reducido número de especies, de realizar la fotosíntesis. En ello coinciden con los hongos. Algunas especies son parásitas, atacando las células vivas de otros vegetales o animales, de las que obtienen sus alimentos. Muchas bacterias viven sobre los restos muertos o los productos de la vida animal y vegetal, sin relación directa con células vivas, siendo por consiguiente ***saprofitas.*** Las bacterias parásitas son responsables de algunas enfermedades de los vegetales y de los animales, mientras que las saprófitas pueden ser muy beneficiosas.

Escaneado con CamScanner

Aunque la mayoría de las bacterias son vegetales heterotróficos, un reducido número de especies son autotróficas, es decir, capaces de sintentizar hidratos de carbono a partir del anhídrido carbónico y del agua, elaborando de este modo sus alimentos. Algunas de ellas, como las bacterias purpúreas, contienen pigmentos verdes (bacterioclorofila) y pueden realizar un tipo de fotosíntesis, en tanto que otras, como las hidrogenobacterias, ferrobacterias, nitrogenobacterias y algunas bacterias sulfurosas, carecen de tales pigmentos pero pueden fabricar hidratos de carbono mediante la quimiosíntesis (véase el capítulo 5).

Nuestros conocimientos acerca de las bacterias se retrotraen únicamente a mediados del siglo XIX. Fueron iniciados por los brillantes trabajos del químico y biólogo francés Luis Pasteur, quien fue el primero en demostrar la importancia de la esterilización y de la asepsia en la prevención de las infecciones provocadas por estos organismos. Sus trabajos revolucionaron la medicina y la cirugía, señalando el camino para el desarrollo del estudio de las bacterias objeto de la ciencia independiente denominada bacteriología.

Tamaño y distribución. Las bacterias son los más diminutos de todos los seres vivientes. Las mayores miden alrededor de 1/10 mm en su dimensión mayor, y casi son lo suficientemente grandes para ser observadas con el ojo desnudo. Las más pequeñas que se conocen miden 1/10 μ (1/10 000 mm) de longitud. Ello significa que si se colocasen unidas por sus extremos unas a continuación de otras, se necesitarían 250 de las mayores y 250 000 de las de menor tamaño para constituir una cadena de 25 mm de longitud. Las que tienen forma de bastón miden por término medio unas 2 μ de longitud y $\frac{1}{2}$ μ de anchura (1 μ = 0,001 mm). En una sola gota de agua pueden encontrarse millares de bacterias sin estar por ello apelotonadas. Un centímetro cúbico (20 a 30 gotas) de leche agria contiene muchos millones de bacterias. No todos los substratos son apropiados para el desarrollo de las bacterias, pudiendo hallarse presentes en cualquier superficie expuesta cuyas propiedades no sean perjudiciales para su existencia. En muchos de estos casos son incapaces de multiplicarse, por lo que su número no aumenta. Sobre o dentro de un substrato adecuado para su crecimiento y desarrollo pueden ser extraordinariamente numerosas. Los materiales vegetales y animales en descomposición y soluciones ricas en substancias orgánicas son generalmente lugares excelentes para el desarrollo de las especies saprofitas.

Forma y aspecto. Por su forma o aspecto pueden distinguirse dos tipos principales de bacterias, las formas esféricas o globulosas y las cilíndricas (figura 16-1). Las formas esféricas se denominan ***cocos*** (lat. coccus) y se clasifican en diferentes grupos atendiendo principalmente a la manera como permanecen unidas después de su división. Si se dividen según un solo plano pueden permanecer reunidas por pares, en cuyo caso se denominan ***diplococos***, o bien formando cadenas, recibiendo el nombre de ***estreptococos***. Algunas formas se dividen según dos planos, reuniéndose en masas irregulares semejantes a ra-

Escaneado con CamScanner

cimos o grumos. Estas formas reciben el nombre de ***estafilococos*** o ***micrococos.*** Todavía hay otras que se dividen según tres planos formando agrupaciones cúbicas, constituyendo el género *Sarcina.* Los cocos presentan frecuentemente formas elípticas u ovaladas.

Los tipos cilíndricos pueden consistir en formas rectas semejantes a bastoncitos denominados colectivamente ***bacilos,*** o bien curvadas, como en el género *Vibrio,* o espiraladas. Aquellas cuyas espirales son rígidas con una o más vueltas completas se colocan en el género *Spirillum,* mientras que las que son espirales flexibles se denominan ***Espiroquetas.***

En determinadas condiciones poco conocidas, una célula bacteriana de cualquiera de los grupos precedentes puede modificar su forma adquiriendo una configuración rara o anómala. Tales modificaciones no son infrecuentes en algu-

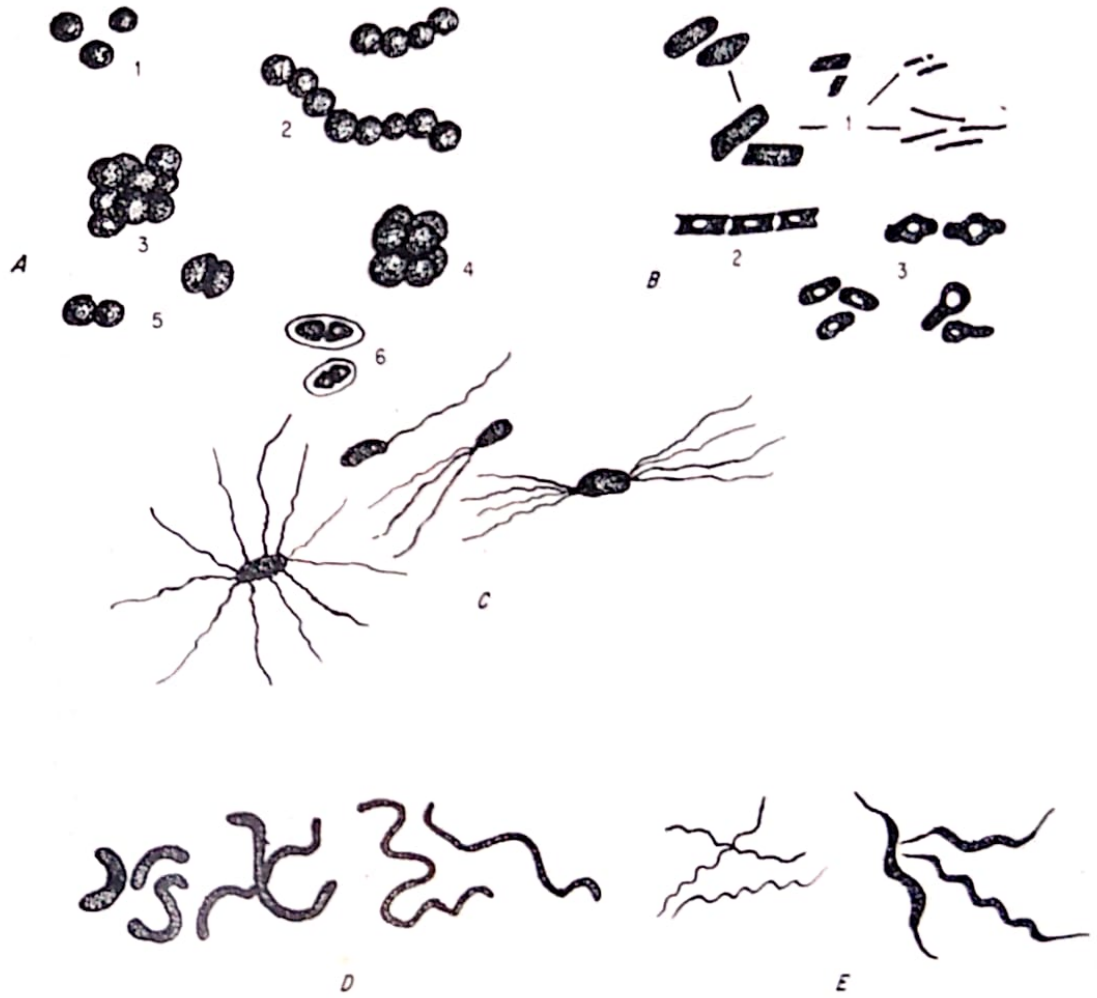


FIG. 16-1. Diferentes formas de bacterias. *A,* formas esféricas; 1) cocos; 2) estreptococos; 3) estafilococos; 4) *Sarcina;* 5) diplococos; 6) diplococos encapsulados; *B,* bacilos sin flagelos; 1) tipos, formas y agrupaciones de bacilos; 2) y 3) bacilos que presentan endosporas en diferentes posiciones; *C,* bacterias flageladas; *D,* tipos de espirilos; *E,* espiroquetas. *(Dibujado por el Dr. R. D. Reid.)*

Escaneado con CamScanner

nas especies y las formas celulares modificadas se denominan ***formas de involución.***

Estructura de la célula bacteriana. Debido al diminuto tamaño de la célula bacteriana, la determinación de sus caracteres estructurales ha tropezado con grandes dificultades. Estudios realizados con el microscopio electrónico han arrojado alguna luz acerca de tales detalles, proporcionando un mejor conocimiento de la citología de las bacterias. En las membranas celulares de las bacterias no se ha encontrado celulosa, pudiendo hallarse presentes otros hidratos de carbono y quitina. (La quitina es una substancia química que se encuentra en el exoesqueleto de los insectos y crustáceos, así como también en las membranas celulares de los hongos.) En algunas especies, la membrana está rodeada por una delgada vaina o ***cápsula*** gelatinosa de naturaleza semejante a la de la vaina de muchas algas verdeazuladas. Esta vaina se hincha en contacto con soluciones acuosas, proporcionándoles carácter viscoso. El contenido vivo — protoplasto — de la célula es aparentemente de carácter muy sencillo y primitivo. El citoplasma contiene diferentes clases de gránulos. Entre ellos se encuentran lo que parecen ser gránulos de cromatina que pueden representar el material nuclear de la célula. No se observa ningún núcleo definido con membrana nuclear.

El protoplasto carece de clorofila y en muchos casos la célula bacteriana es completamente incolora, si bien algunas pocas especies contienen compuestos coloreados, principalmente de tonalidades rojas o púrpura.

Algunas bacterias son móviles mediante cilios o flagelos. A veces se encuentra un solo flagelo terminal; otras poseen dos o más en uno o ambos extremos y en algunas especies se encuentran en gran número en todos los lados de la célula bacteriana. Los cocos carecen de cilios y flagelos; la mayoría de los espirilos son flagelados; de los tipos bacilares algunos poseen flagelos y otros no.

Reacción de Gram. Generalmente se distinguen dos clases diferentes de bacterias atendiendo a su respuesta a un colorante diferencial ideado originalmente por el investigador danés Gram. El colorante consiste en una solución de violeta cristal y una solución de yodo. Las especies bacterianas que retienen el color se denominan ***Gram-positivas,*** mientras que las que no lo conservan se denominan ***Gram-negativas.*** Esta coloración diferencial es ampliamente utilizada por los bacteriólogos en el estudio e identificación de las bacterias. Además, el carácter Gram-positivo o Gram-negativo está asociado con otras propiedades de las bacterias, tales como la sensibilidad para determinados colorantes y substancias antibacterianas, lo cual es importante para los métodos de control.

Reproducción. La multiplicación de las células bacterianas se realiza aparentemente sólo mediante el proceso de división celular, no habiéndose podido determinar de manera definitiva si éste implica o no una forma primitiva de mitosis, pero tanto la mitosis como la división celular directa se dice que se

Escaneado con CamScanner

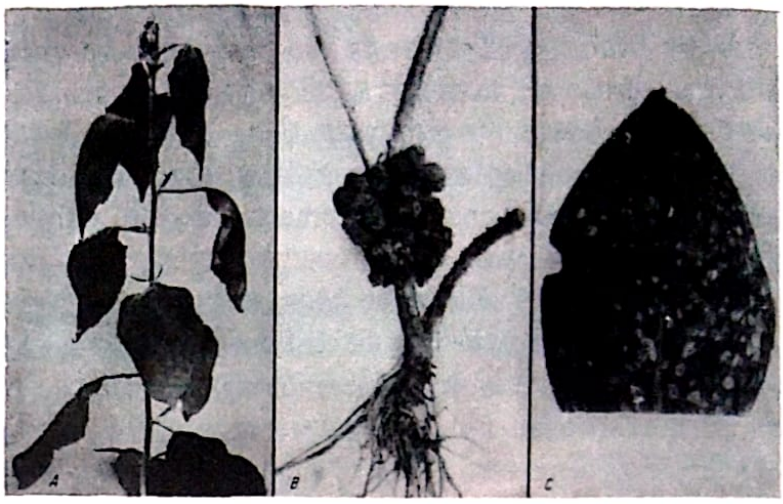


FIG. 16-2. Enfermedades bacterianas de las plantas. *A*, el «fuego» del manzano; las hojas y los extremos de las ramas se marchitan súbitamente y caen, la porción terminal de las ramitas se enrolla generalmente; *B*, la enfermedad «agalla de corona» del rosal; excrecencias leñosas agalliformes se forman en la base del tallo; *C*, la enfermedad del «fuego salvaje» del tabaco; sobre las hojas aparecen pequeñas áreas circulares muertas.

realizan en el grupo. Es un proceso rápido, que se realiza generalmente en unos 30 minutos; pero en condiciones de vitalidad favorables, se dice que algunas especies se dividen cada 20 minutos. Se ha calculado que, si la división se realizase únicamente cada hora, los descendientes de una sola célula al cabo de 24 horas serían 17 millones de individuos y que en dos días el número de descendientes alcanzaría 281 billones. Afortunadamente, tal multiplicación no dura mucho tiempo, debido a la falta de substancias alimenticias y de otras condiciones favorables.

Formación de esporas. Bajo ciertas condiciones, en algunas células bacterianas se realizan cambios que determinan la formación de las denominadas esporas, en las cuales se conservan las actividades vitales del protoplasma. Sólo dos géneros de bacterias, *Bacillus* y *Clostridium*, forman esporas. Ambos están constituidos por formas en bastón. Generalmente cada célula bacteriana forma una sola espora. Estas esporas son siempre inmóviles, pero son tan pequeñas que fácilmente son transportadas por las corrientes de aire. Están ampliamente difundidas en el aire y por todas partes, siendo prácticamente omnipresentes. Difieren de la célula bacteriana normal en su capacidad para resistir condiciones externas desfavorables durante mucho tiempo, tales como desecación, temperaturas demasiado altas o bajas, desinfectantes químicos, y en su reacción frente a ciertas soluciones colorantes. Algunas esporas soportan hasta 16 horas de ebullición constante. Al volver de nuevo las condiciones favorables, estas esporas germinan, adquieren la forma originaria de la célula bacteriana y crecen alcanzando pronto el tamaño normal de la especie. La formación de esporas por parte de las bacterias no debe considerarse como un método de reproducción o de multiplicación, puesto que cada bacteria forma únicamente una sola espora y de cada una de éstas se originará tan sólo una nueva bacteria. Puede considerarse como un estadio en el ciclo vital del organismo.

Escaneado con CamScanner

Importancia económica de las bacterias. *Fermentación y putrefacción.* Muchas especies de bacterias saprofitas son capaces de producir importantes cambios químicos en los substratos sobre los cuales viven. La descomposición de los organismos vegetales y animales y el proceso denominado fermentación son cambios de este tipo. La descomposición es el término más general y comprende la desintegración de los cuerpos orgánicos en sus constituyentes o en compuestos sencillos tales como agua, anhídrido carbónico, amoníaco y ácido sulfhídrico. Cuando no se dispone de un suministro abundante de oxígeno, como ocurre en el caso de la descomposición de los cuerpos de los grandes animales en los que abundan los compuestos nitrogenados, se desprenden olores desagradables, y el proceso recibe el nombre de ***putrefacción.*** Los procesos de descomposición son importantes para el hombre por lo menos desde dos puntos de vista. Impiden la acumulación sobre la tierra de materias orgánicas, tanto vegetales como animales, y determinan la formación de compuestos sencillos o liberan elementos que de este modo vuelven al suelo para ser utilizados de nuevo por las plantas.

Muchos de los procesos fermentativos realizados por las bacterias son de importancia económica o comercial. Así las especies de *Acetobacter* producen ácido acético (vinagre) a partir del alcohol obtenido del jugo de frutos maduros, principalmente manzanas y uvas. El propio alcohol se origina de manera semejante en virtud de un proceso fermentativo realizado por diferentes organismos (levaduras) que actúan sobre los hidratos de carbono que forman parte de los jugos de frutas. Procesos de este tipo se estudiaron ya en el capítulo 12 de esta obra. El agriamiento de la leche es otro proceso fermentativo en el que el azúcar de la leche (lactosa) se convierte en ácido láctico. La manufactura de quesos, la separación de «Sauerkraut» (col ácida), el enriado del lino y el curtido del cuero son otros ejemplos de procesos fermentativos de importancia comercial.

La eficiencia de algunos de los métodos empleados en la depuración de aguas residuales depende de las actividades de las bacterias. Tal es principalmente el caso de aquellos métodos que implican el empleo de fosos y sumideros sépticos. Ciertas bacterias descomponen rápidamente los materiales orgánicos sólidos en compuestos solubles. De manera análoga el empleo de filtros de arena para la depuración implica la acción de bacterias principalmente de tipo aerobio.

Bacterias y fertilidad del suelo. De todos los organismos vivientes que se encuentran en los suelos, las bacterias se cuentan entre los más activos. No es raro encontrar un centenar de millones o más de bacterias individuales por gramo de suelo. Abundan especialmente en las capas superficiales del mismo, disminuyendo en número con la profundidad. Estas bacterias, junto con otros organismos del suelo, juegan un papel importante en la fertilidad del suelo. En general, convierten determinadas substancias insolubles o inaprovechables en formas que pueden ser utilizadas por las plantas superiores. Entre los compuestos más sencillos que producen figuran el anhídrido carbónico, amoníaco, ni-

Escaneado con CamScanner

tratos y sulfatos. Los procesos implicados en las transformaciones del nitrógeno, incluyendo la amonización, nitrificación, desnitrificación y fijación del nitrógeno fueron ya considerados en el capítulo 7. Las bacterias que realizan la descomposición de la celulosa y compuestos similares son importantes para la producción de humus. Entre las bacterias del suelo hay formas aerobias y anaerobias, especies autotróficas, así como heterotróficas.

Las bacterias como agentes patógenos. Según se afirmó anteriormente, sólo las especies parásitas (patógenas) de bacterias pueden producir enfermedades a otros organismos. No todas las enfermedades de los vegetales y animales son producidas por bacterias. Muchas enfermedades vegetales son producidas por los hongos. La «mancha de fuego» de los manzanos y perales (fig. 16-2, *A*), la «agalla de corona» de diversos frutales y plantas ornamentales (fig. 16-2, *B*), y el «fuego salvaje» del tabaco (fig. 16-2, *C*) son ejemplos de enfermedades bacterianas de las plantas. Ciertos tipos de descomposición de algunas partes de plantas herbáceas como la col, apio, etc., adquieren proporciones alarmantes en los almacenamientos debido a la presencia de bacterias. De manera análoga, muchas enfermedades propias de los animales son atribuibles a las bacterias, entre ellas figuran las amigdalitis, erisipelas, difteria, tuberculosis, tifus, pulmonía y cólera.

VIRUS

Muchas enfermedades de los vegetales pueden transmitirse de una planta a otra por medio del jugo de plantas afectadas que se ha hecho pasar a través

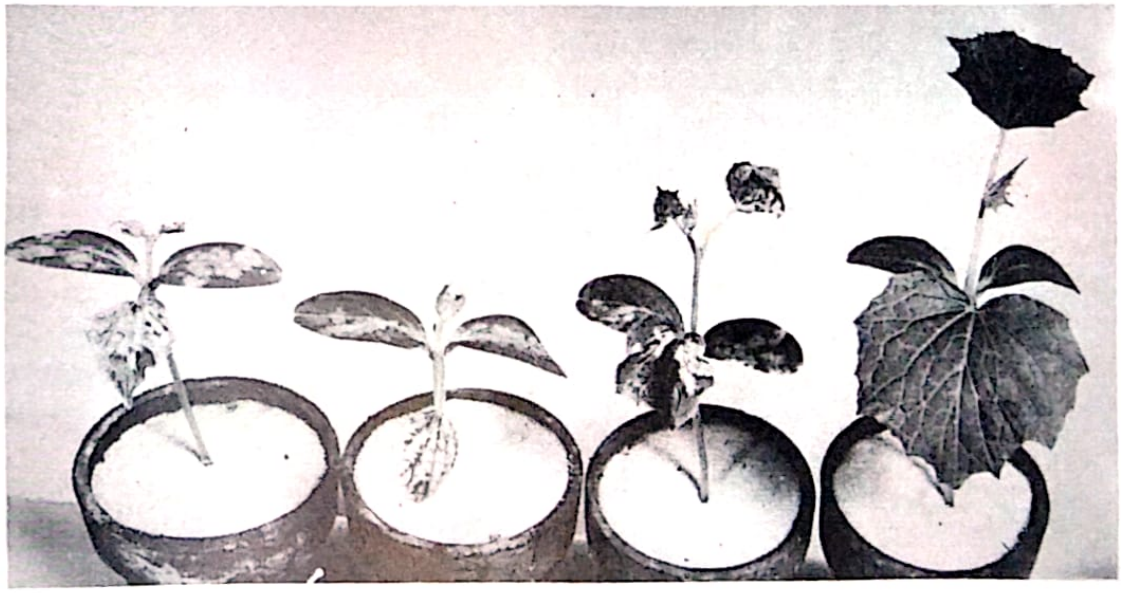


FIG. 16-3. Tres plántulas de cohombro inoculadas con diferentes extractos de la mancha anular necrótica del cerezo agrio; en el extremo de la derecha el control no inoculado. Adviértase el abigarramiento y el enanismo de las plantas infectadas. *(Cortesía de J. S. Boyle.)*

Escaneado con CamScanner

de un filtro de porcelana, lo que descarta por completo su atribución a agentes bacterianos. Los agentes causantes de estas infermedades infecciosas son tan pequeños que resultan invisibles incluso bajo los mayores aumentos de los microscopios compuestos. Sin embargo, pueden observarse con el microscopio electrónico. Debido a su propiedad de atravesar los filtros bacterianos, han recibido el nombre de ***virus filtrables.*** Actualmente se considera a los virus como a los agentes causantes de una de las mayores y más importantes clases de enfermedades de vegetales y animales, produciendo anualmente millones de dólares de pérdidas a las plantas cultivadas, graves pérdidas de animales y de vidas humanas.

Las enfermedades e infecciones víricas de las plantas se reconocen y describen atendiendo a los síntomas y transmisibilidad. Las más fácilmente reconocibles son los tipos denominados «amarilleces», «mosaicos» y «manchas anulares». Se conocen más de 50 enfermedades víricas de los frutos con hueso como cerezas, melocotones y almendras. Algunas enfermedades típicas son las

FIG. 16-4. Microfotografía electrónica de partículas del virus del mosaico del tabaco. Tamaño efectivo de las partículas, de 15 a 300 mμ. *(Cortesía de J. S. Boyle.)*

Escaneado con CamScanner

amarilleces de los melocotoneros, la mancha anular necrótica del cerezo agrio, el mosaico del melocotonero y el mosaico del tomate.

Mientras algunos virus vegetales presentan una reducida disponibilidad de huéspedes, es decir, afectan únicamente a unas pocas especies vegetales, otros pueden ser introducidos y se multiplican en muchas especies diferentes y no emparentadas (fig. 16-3). Así, por ejemplo, el mosaico del cohombro produce una enfermedad en mosaico en el apio y en otras plantas, además de los cohombros. El hecho de que algunos virus infecten a gran variedad de especies vegetales diferentes produce complicaciones en los métodos de control. No es raro que las hierbas perennes y plantas ornamentales que crecen en las inmediaciones de los campos utilizados para el cultivo de verduras y otras cosechas sean infectadas por virus. Estas plantas pueden entonces convertirse en depósitos de virus que serán transmitidos más tarde por insectos y otros medios a las plantas cultivadas. Serios brotes de infección en los cultivos han sido atribuidos a tales fuentes de infección. En general, los virus vegetales se transmiten por la savia, mediante injertos o por medio de los insectos.

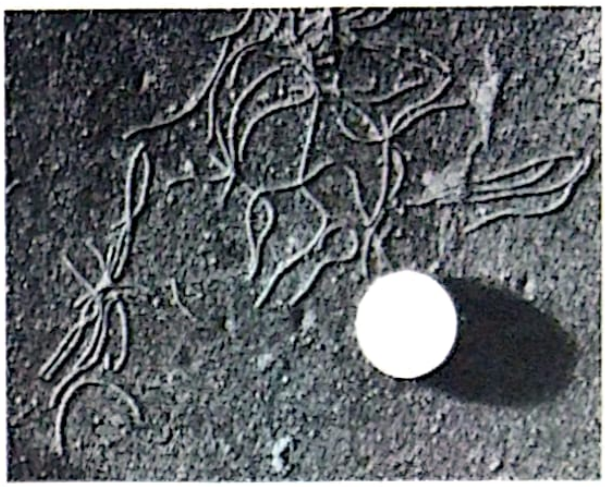


FIG. 16-5. Microfotografía electrónica del virus del mosaico de la lechuga; molde sombreado con paladio; esfera de poliestireno, de 514 mμ de diámetro empleada para la calibración. *(Cortesía de H. B. Couch y A. H. Gold.)*

Las enfermedades víricas de los animales incluyen enfermedades tales como la fiebre aftosa del ganado, el cólera del cerdo, el moquillo del perro, la enfermedad de Newcastle de las gallinas, la psitacosis de las aves. En el hombre los virus causan la rabia, la viruela, la varicela, la influenza, la fiebre amarilla, la encefalitis, la hepatitis infecciosa, la poliomielitis, el sarampión y los resfriados comunes. Los virus no se multiplican en medios artificiales, pero lo hacen con rapidez en las células vivas. Pueden precipitarse de las suspensiones por medios químicos sin pérdida de su actividad. Algunos de ellos se han obtenido puros e incluso cristalizados (figs. 16-4, 16-5). Todos los así aislados hasta ahora se ha comprobado que son nucleoproteínas de gran tamaño y peso molecular. Mediante los estudios realizados con el microscopio electrónico y los rayos X se ha observado que el virus del mosaico del tabaco (fig. 16-4) consta de un núcleo de ácido ribonucleico y una cubierta de moléculas proteicas dispuestas en espiral. Mediante las técnicas de los cultivos de tejidos se han adquirido muchos conocimientos nuevos sobre los virus, principalmente de los que atacan a los animales y al hombre. Como resultado de tales investigaciones ha podido lograrse la preparación de la vacuna de la poliomielitis.

Escaneado con CamScanner

Hay varias clases de virus y aparentemente diferentes razas o cepas dentro de un mismo tipo. No puede asegurarse con certeza si los virus son realmente seres vivos como se creía al principio. Por su capacidad de autorreproducción en los tejidos vivos se parecen a los microorganismos. Sin embargo, nadie ha logrado demostrar que realicen la respiración o posean metabolismo. Ciertamente, los virus que han podido obtenerse en forma pura cristalina y de los que se ha comprobado que son nucleoproteínas no son organismos vivos en el sentido corriente de la palabra.

Un grupo especial de virus denominados ***bacteriófagos*** producen la destrucción de las bacterias. Tienen muchos de los atributos de otros virus y se conocen varias cepas de ellos, algunas de las cuales se caracterizan por su capacidad para atacar únicamente a determinados tipos o especies de bacterias. Determinan la completa desintegración de las células bacterianas en cuyo interior penetran.

ACTINOMICETOS

Los Actinomicetos son un grupo de microorganismos, algunos de los cuales se parecen a mohos y otros a bacterias. Por esta y otras razones resultan difíciles de clasificar. Algunos autores los colocan dentro de los Hongos imperfectos; otros los consideran como a un grupo independiente de hongos; y todavía hay otros que los clasifican dentro de las bacterias como un orden separado, el de los Actinomicetales. Aquí haremos únicamente una breve mención de ellos.

FIG. 16-6. Conidióforo arrollado en espiral de *Streptomyces* sp., con una cadena de conidios. *(Dibujado por C. L. Fergus.)*

Los Actinomicetos se diferencian de casi todos los hongos verdaderos por la extrema finura de sus micelios, cuyas hifas o filamentos aislados miden generalmente alrededor de 1 μ de diámetro. El micelio o cuerpo vegetativo, en aquellas formas en que está bien diferenciado, es ramificado y en ocasiones entrelazado y enroscado. El protoplasma de las hifas jóvenes parece estar indiferenciado, pero en las partes más viejas del micelio presenta gránulos y vacuolas definidos. En algunas especies se ha indicado la presencia de núcleos. En algunas especies el micelio se rompe en pequeños fragmentos denominados ***artrosporas***, que con frecuencia se parecen a células bacterianas y que pueden confundirse fácilmente con ellas. Muchas especies producen también esporas asexuales, denominadas conidios o hifas aéreas, las cuales aparecen como una delicada capa pulverulenta sobre la superficie de los cultivos.

Escaneado con CamScanner

Los filamentos portadores de conidios están frecuentemente espiralados (figura 16-6).

Las esporas de los Actinomicetos parecen estar ampliamente difundidas en la atmósfera. En una placa de agar-agar expuesta al aire se desarrollarán frecuentemente colonias pequeñas, redondeadas y planas de estos organismos, fuertemente adheridas al medio, vistosamente coloreadas y emitiendo un olor rancio penetrante. La producción de pigmentos es uno de los rasgos más característicos de los cultivos de los organismos de este grupo. Las esporas son generalmente blancas o grises; el micelio puede ser casi incoloro o presentar color rojo, naranja, amarillo, verde o azul. Además, los pigmentos solubles pueden difundirse hacia el medio, pudiendo ser de color igual o diferente al del micelio. Muchas especies producen una decoloración parda característica del agar-agar.

Igual que los hongos y muchas bacterias, los Actinomicetos son saprofitos, obteniendo sus alimentos de la materia orgánica muerta, o bien parásitos viviendo sobre otros organismos vivos. Las especies saprofitas están muy difundidas por el suelo y toman parte activa en la descomposición de las substancias orgánicas complejas, desintegrando compuestos como las proteínas, almidón, celulosa, quitina y, quizás, lignina. Muchas de ellas pueden reducir los nitratos a nitritos pero no a amoníaco ni a nitrógeno libre. Varias especies son parásitas de las plantas superiores causando enfermedades como la podredumbre de la patata. Otras causan destrozos en las nueces y otros productos alimenticios y de lechería. Y todavía hay otros que causan enfermedades a los animales y al hombre. La palabra «actinomicosis» se utiliza generalmente para calificar a estas enfermedades. Las actinomicosis afectan a muchos animales salvajes y domésticos, así como también al hombre. Una de las más comunes de dichas enfermedades son los tumores en la boca del ganado producidos por el *Actinomyces bovis*. En el hombre, las actinomicosis pueden afectar a todo el cuerpo.

De cuanto se ha dicho en el párrafo precedente, se deduce que los Actinomicetos revisten considerable importancia económica. La importancia de este grupo se ha acrecentado desde que se descubrió que algunas de las especies que lo constituyen producen antibióticos. Así, la estreptomicina, tan empleada en medicina para combatir determinadas enfermedades bacterianas, se obtiene del *Streptomyces griseus*.

MIXOMICETOS

Caracteres generales. Los Mixomicetos constituyen un grupo de posición taxonómica dudosa. Por combinar caracteres de vegetales y animales a la vez fueron antiguamente llamados Micetozoos, que significa «animales hongo». Debido a que producen esporas con membranas celulósicas y a otras razones, se les considera generalmente como pertenecientes al reino vegetal. El cuerpo vegetativo está constituido por una masa desnuda, viscosa, de protoplasma con

Escaneado con CamScanner

FIG. 16-7. Fases esporangiales de tres especies diferentes de Mixomicetos. *A*, estadio esporangial muy joven sobre un tocón; *B*, esporangio formado sobre una planta de crisantemo sobre la que ha trepado; *C*, esporangios sobre la superficie de un viejo poste.

muchos núcleos, denominada ***plasmodio,*** que se arrastra por encima de la superficie del substrato sobre el que viven, o por dentro del mismo, debido a su movimiento ameboide y englobando partículas alimenticias sólidas a medida que progresa. Muchos de ellos son saprofitos [1] y viven en lugares oscuros y húmedos sobre la madera, hojas, piedras, hierba y otros objetos. Algunos parasitan a las plantas superiores, algas y hongos. La denominada hernia de la col y de otras crucíferas es producida por uno de ellos.

Reproducción. La fase vegetativa se encuentra generalmente en lugares oscuros y húmedos. Inmediatamente antes de la fase reproductiva, el plasmodio se encuentra en lugares más secos y mejor iluminados. Puede subir por la superficie de algún tocón (fig. 16-7, *A*), o, emergiendo de entre las hojas muertas u otros restos sobre el suelo, puede trepar por los tallos de las gramíneas, pequeños árboles u otros objetos (fig. 16-7, *B*, *C*) sobre los cuales se eleva produciendo uno o más esporangios. En algunas especies los esporangios son incoloros, mientras que en otras están vistosamente coloreados. Los esporangios de

[1] El término **saprobio** se ha propuesto para designar a todo organismo, vegetal o animal, que se alimenta de la materia orgánica muerta o en descomposición. El término *saprófito* quedaría con ello restringido a los vegetales que obtienen sus alimentos por este procedimiento.

Escaneado con CamScanner

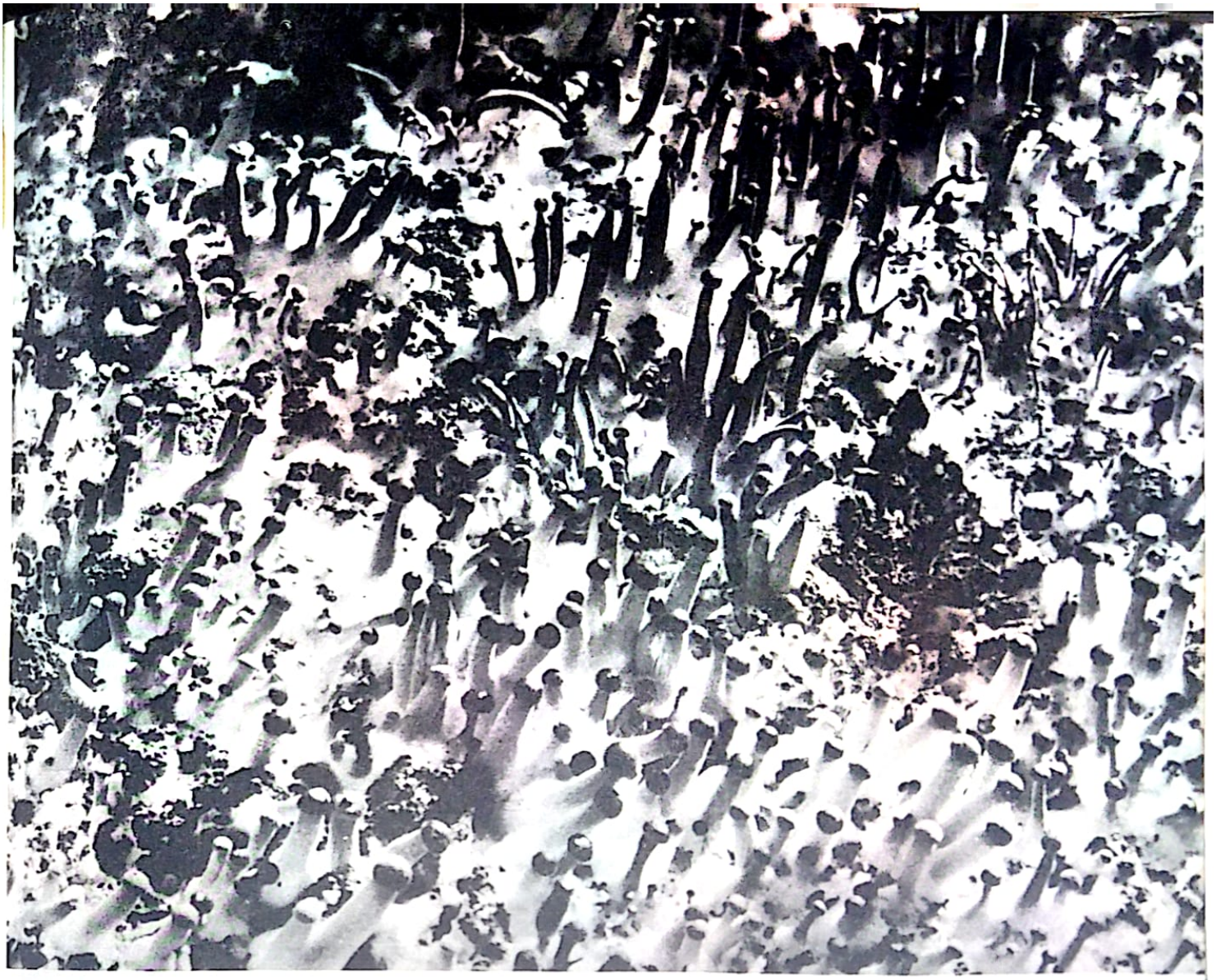
las diferentes especies varían considerablemente en cuanto a forma y tamaño. En algunas son formaciones pequeñas, redondeadas. En otras se forman en el extremo de tallos largos o cortos. Sobre la superficie del esporangio se extiende una pared membranosa bien desarrollada aunque frágil. Finalmente, el protoplasma se fragmenta dentro del esporangio en numerosas esporas uninucleadas, inmóviles, con membranas celulósicas. Estas esporas se hallan situadas dentro de una formación reticular de filamentos tubulares, simples o ramificados, denominada ***capilicio.*** Por último, la pared del esporangio se rompe y las esporas son diseminadas por el viento o caen al suelo.

FIG. 16-8. Espora de Mixomiceto en germinación indicando cómo la masa protoplásmática escapa de la membrana celular y diferencia en uno de sus extremos dos flagelos largos y delgados, uno de ellos más largo que el otro. *(Según Gilbert, Am. J. Botany, vol. 15, lám. 21.)*

Cuando alcanzan un substrato húmedo apropiado, las esporas germinan, produciendo cada una de ellas de una a cuatro ***zoosporas,*** o mixoamebas (fig. 16-8). Las zoosporas constan de una masa desnuda de protoplasma que contiene un núcleo y dos flagelos, uno de ellos más corto que el otro. Realizan un movimiento ameboide y pronto comienzan a dividirse para formar más zoosporas. Ello puede continuar durante algún tiempo. Si se presentan condiciones desfavorables, cada zoospora puede enquistarse iniciando una fase de reposo, de la que vuelve a salir cuando de nuevo se presentan condiciones ambientales favorables. Más pronto o más tarde las zoosporas pierden sus flagelos y comienzan a fusionarse por parejas. Estas fusiones entrañan una fusión nuclear, por lo que el cuerpo resultante equivale a un cigoto, comportándose por consiguiente las zoosporas como gametos. Cada cigoto puede desarrollarse directamente constituyendo un plasmodio, o bien pueden unirse cierto número de cigotos para formarlo.

Escaneado con CamScanner

Escaneado con CamScanner



Basidiocarpos de *Panaeolus sphinctrinus* de Méjico. *(Fotografía por Robert S. Beese, cortesía del Dr. Leon R. Kneebone.)*

17. Hongos

Características generales. El grupo de vegetales denominado Eumicofitas, u hongos, es extraordinariamente heterogéneo, comprendiendo aproximadamente unas 70 000 especies descritas, junto con muchas más todavía por describir. Los tipos denominados setas, mohos, mildius, royas y tizones son generalmente bien conocidos, pero hay millares de otros que por ser tan diminutos, poco consistentes o por crecer en lugares tan ocultos, sólo los encuentran las personas acostumbradas a buscarlos. Sus habitats son asimismo extremadamente diversos. Algunos son completamente subterráneos; otros son epífitos sobre diversos tipos de plantas; una o más especies a la vez pueden encontrarse para-

Escaneado con CamScanner

sitando a prácticamente todas las especies de plantas superiores, así como a insectos y otros animales, hombre inclusive. Viven en el agua potable, sobre los alimentos, plumas, cuero, ropa e incluso sobre los equipos de óptica; en realidad ningún grupo tan numeroso es tan omnipresente ni tan omnívoro y las pérdidas económicas que producen son incomparables con su tamaño e importancia como vegetales.

Tales diferencias hacen difícil el exacto establecimiento de las características del grupo. Un rasgo común a todos ellos es la carencia de clorofila y, por tanto, su incapacidad para fabricar sus propios alimentos hidrocarbonados mediante el aprovechamiento de la luz solar. Por consiguiente, todos ellos son o bien ***saprofitos,*** obteniendo su alimento de la substancia orgánica muerta, o bien ***parásitos*** que viven a expensas de otros seres vivos. El organismo del que se alimenta un parásito recibe el nombre de ***huésped.*** La presencia de un parásito puede producir en el huésped una actividad fisiológica anormal que se conoce por ***enfermedad.*** En tal caso al parásito se le denomina ***patógeno*** y al huésped ***susceptible.*** Aun cuando los hongos sean incapaces de elaborar hidratos de carbono a partir del anhídrido carbónico y del agua, sí pueden sintetizar grasas, proteínas y muchas otras substancias orgánicas. Por su incapacidad para realizar la fotosíntesis contrastan fuertemente con las algas, coincidiendo, en cambio, con las bacterias. No obstante, las bacterias difieren de ellos por carecer de núcleo sus células, por sus métodos de crecimiento, reproducción y otros aspectos.

El cuerpo vegetal. En el ciclo vital de muchos hongos se distinguen dos fases, un estadio vegetativo, en el que el hongo crece a través del substrato, y un estadio reproductivo, en el cual produce esporas mediante las cuales se reproduce. Para ilustrar esta diferencia esencial entre ambas fases del ciclo vital podemos examinar el del hongo común del comercio. La parte visible del mismo, es decir, el propio hongo, es el cuerpo reproductor. El examen del interior del lecho sobre el que éste se desarrolla, revela la presencia de una multitud de finos hilos blancos que en conjunto constituyen el ***micelio*** o «simiente», como se denomina comercialmente. Este constituye la fase vegetativa del hongo. Fragmentos del mismo plantados en un lecho apropiado se desarrollan rápidamente, se infiltran por todo su interior y, finalmente, emergen en puntos determinados para formar el sombrerillo. Éstos son las estructuras fructíferas de la planta y, en efecto, se les denomina cuerpos fructíferos o ***esporóforos,*** o, más co-

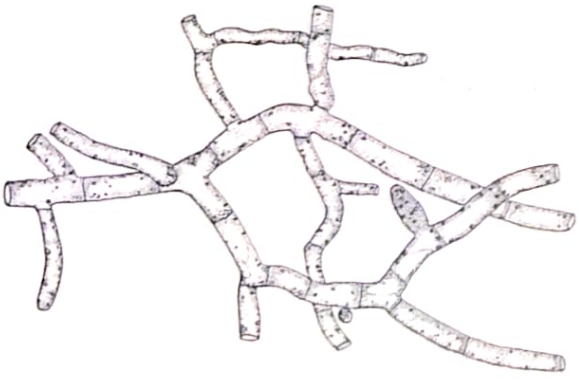


FIG. 17-1. Fragmento de un micelio típico en el que se observan la ramificación, tabicación y el aspecto granular del citoplasma. *(Dibujado por Edna S. Fox.)*

Escaneado con CamScanner

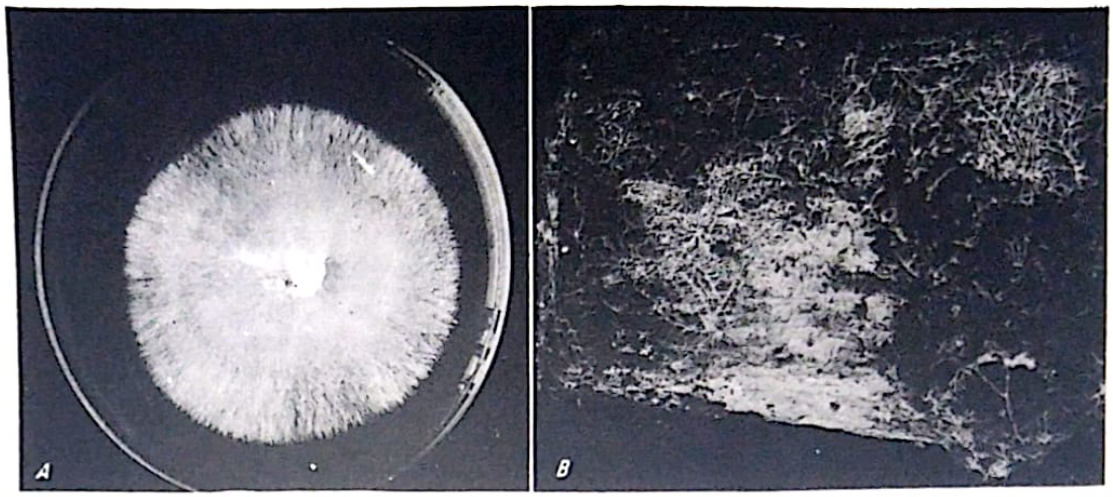


FIG. 17-2. *A*, micelio de un hongo desarrollado en una cápsula de Petri; *B*, filamentos de micelio blanco en la cara inferior de un madero.

múnmente, hongos. El micelio es el cuerpo vegetativo y el hongo se origina a partir del mismo.

La fase vegetativa; micelio. *Origen, estructura y crecimiento.* Con la excepción de unos pocos hongos unicelulares, todas las especies poseen un micelio más o menos extenso (fig. 17-1). El micelio se origina mediante la germinación de una espora. Las esporas más sencillas son formaciones unicelulares de tamaño microscópico que contienen un núcleo y citoplasma. Pueden ser o no móviles. Las esporas germinan emitiendo a partir de un lugar adelgazado de su membrana una especie de tubo o filamento, denominado ***tubo germinativo*** (fig. 17-4, *B*). Mediante su rápido alargamiento acompañado de su ramificación, se forma el micelio. El crecimiento se halla más o menos localizado en los extremos de las ramas del micelio y se realiza directamente por parte de las membranas celulares gracias a la absorción de substancias alimenticias contenidas en el substrato. En los filamentos pueden formarse o no tabiques transversales. Su ausencia en un vasto grupo de hongos determina un cuerpo vegetal de tipo cenocítico.

Estructuralmente, el micelio consta de una masa complicada de filamentos entretejidos y ramificados (fig. 17-2) denominados ***hifas.*** Las hifas son, por tanto, los filamentos individuales o ramas y el conjunto de hifas que componen el estadio vegetativo de un hongo determinado constituye el ***micelio.*** El medio sobre el cual se desarrolla el micelio se denomina ***substrato.***

Las hifas, con la excepción antes indicada de los casos de organización cenocítica, se componen de células cuyas membranas están constituidas en algunos casos por celulosa pura. En otros, la celulosa es escasa y la mayor parte de la membrana está formada por una substancia integrada por un ácido graso complejo con una base de quitina. En el interior de las células se encuentran las partes que usualmente las constituyen, constando de uno o más núcleos

Escaneado con CamScanner

y de una masa de citoplasma vacuolado. Los azúcares y el glicógeno, pero no el almidón, constituyen los alimentos de reserva de tipo hidrocarbonado, encontrándose asimismo grasas, aceites, proteínas, ácidos orgánicos y otras substancias. También pueden hallarse presentes varios tipos de pigmentos, excepto clorofila, tanto en la membrana como en el contenido celular. Estos pigmentos se difunden en ocasiones al medio que les rodea.

El micelio es generalmente abundante y de fácil obtención en cualquier acúmulo de substancia orgánica en descomposición. Revolviendo los montones de hojas en descomposición a fines de otoño o a comienzos de primavera puede observársele en forma de tenues filamentos blancos desarrollados por entre las mismas. En la cara inferior de las tablas que se encuentran en lugares húmedos se desarrolla rápidamente (fig. 17-2) y puede encontrársele formando extensas sábanas o alfombras entre las grietas de los troncos en descomposición. La presencia de un cuerpo reproductor es siempre indicio del extenso desarrollo del micelio en aquella parte del substrato. Si un trozo de pan o de otro alimento rico en hidratos de carbono se mantiene húmedo durante unos pocos días, se recubre generalmente de una excrecencia blanca algodonosa, el micelio de un hongo.

Cuando el micelio se desarrolla en los casos que acabamos de indicar, sus extremos pueden penetrar con frecuencia directamente a través de las membranas celulares de los tejidos correspondientes, incluso tratándose de la madera más dura. Esta penetración la realizan gracias a los enzimas que segregan, algunos de los cuales pueden disolver las substancias que integran las membranas celulares. Así, por ejemplo, la celulosa de la membrana es insoluble de ordinario, ofreciendo generalmente una considerable resistencia a la penetración mecánica, pero es fácilmente desintegrada por la hidrólisis enzimática, liberándose glucosa, que es asimilada por el hongo. Por consiguiente, cuando éste produce la descomposición de la substancia orgánica o causa enfermedades, no hace más que preparar, mediante un proceso de digestión externa, los alimentos que luego utilizará. En el transcurso del tiempo este proceso puede llegar a transformar completamente un robusto tronco en una masa de material podrido inutilizable, constituida únicamente por las partes del tejido que el hongo no puede utilizar; o bien una manzana sana, una patata o una naranja, quedará reducida a una masa pulposa, húmeda y podrida. En el caso de un hongo que crece en un prado o en un pastizal, el resultado de tales actividades no es tan aparente, pero están realizándose continuamente en el seno de la materia orgánica contenida en el suelo. Estas actividades de los hongos del suelo, como las de las bacterias del suelo, son de importancia para la descomposición de la materia orgánica que se encuentra en aquél, proporcionando de esta manera materiales para el crecimiento de las plantas superiores.

Fases de reposo. El micelio de algunos hongos puede atravesar una fase de letargo o reposo mediante la formación de cuerpos definidos constituidos por

Escaneado con CamScanner

FIG. 17-3. Micorriza del pino blanco. Adviértase cómo las raicillas más finas, como en *a*, están anormalmente abultadas, presentando al mismo tiempo una ramificación anormal.

hifas muy compactas, conocidos por ***esclerocios.*** Éstos varían en cuanto al tamaño desde la mitad del volumen de la cabeza de un alfiler, hasta varios centímetros de diámetro. Cuando alcanzan suficiente tamaño algunos de ellos constituyen un sabroso manjar para el hombre, conocido con los nombres «pan indio», «tuckahoe» y otros términos descriptivos. No obstante, por lo general son muy pequeños o se desarrollan en el interior del substrato, por lo que no se encuentran fácilmente. Cuando vuelven nuevamente las condiciones favorables, estos esclerocios pueden desarrollar un nuevo micelio o bien producir alguna clase de esporóforo. Se encuentran con mayor frecuencia en aquellas especies que parasitan a plantas anuales o a partes de estas plantas. En el caso de los parásitos de las partes de plantas perennes, el hongo inverna generalmente en forma de micelio durmiente dentro de los tejidos del huésped. En muchos otros casos, el micelio, en condiciones ordinarias, si está bien protegido, es de naturaleza perenne.

Micorrizas. A veces existe una estrecha relación entre el micelio de algunos hongos y las raíces de determinadas plantas superiores, principalmente árboles forestales. En esta asociación, el micelio puede formar un manto envolvente alrededor de las raicillas más finas o bien puede penetrar ampliamente en el córtex de la raíz. Las raicillas infectadas de este modo son muy abultadas y generalmente presentan una ramificación anormal (fig. 17-3). Esta asociación entre el hongo y el huésped se denomina ***micorriza*** y es una fase de las relaciones fisiológicas entre diversos organismos, agrupadas bajo el término de ***simbiosis.*** Las micorrizas son probablemente esenciales para el adecuado crecimiento de muchas especies vegetales con las que se hallan asociadas.

La fase reproductora. *Los esporóforos.* El método más efectivo de reproducción de muchos hongos está constituido por las esporas. Las estructuras que producen estas esporas se denominan ***esporóforos*** y frecuentemente se distinguen bien de las estructuras puramente vegetativas. Los órganos repro-

Escaneado con CamScanner

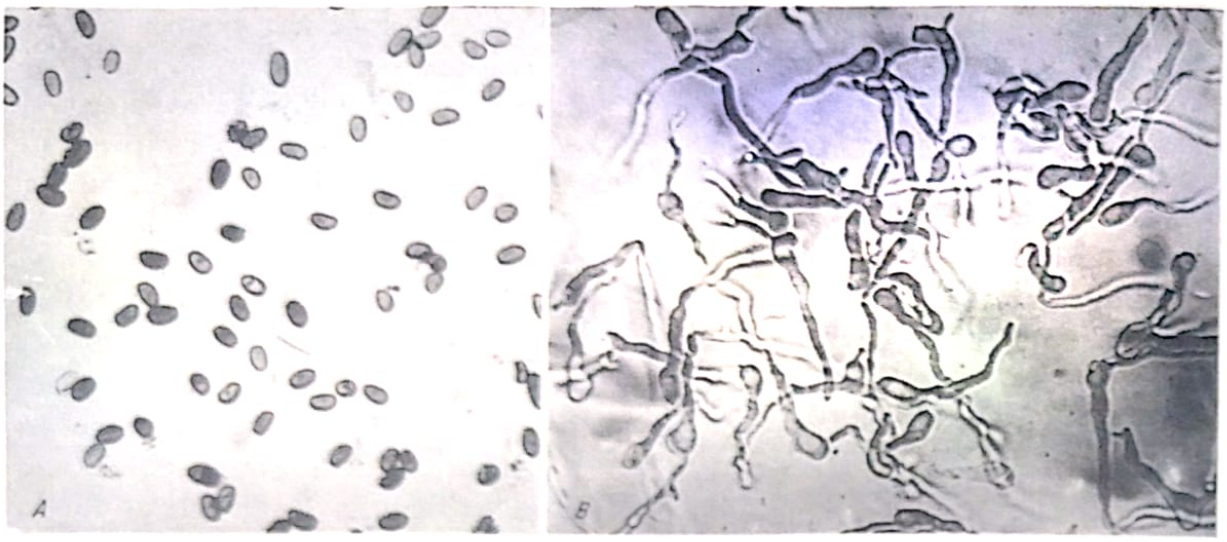


FIG. 17-4. Esporas y su germinación. *A*, microfotografía de las esporas de un hongo corriente; *B*, microfotografía de esporas en germinación. Los abultamientos en forma de bulbos son las esporas originales.

ductores son generalmente aéreos, en tanto que el micelio se encuentra generalmente en el interior del substrato.

La variedad de tipos de esporóforos es casi infinita. Algunos son extremadamente pequeños, tan diminutos que resultan inapreciables para el ojo desnudo. En el extremo opuesto se encuentran los esporóforos, a veces de gran tamaño, de los hongos corrientes y de los cuescos de lobo.

Las esporas. En la mayoría de los hongos acuáticos se encuentran esporas móviles, denominadas zoosporas, que constituyen el método típico de reproducción asexual de estas formas. Se forman en zoosporangios, de los que generalmente emergen («enjambran») al alcanzar la madurez, y después de un breve período de actividad germinan originando un micelio. La mayoría de los hongos son de habitat terrestre y producen esporas inmóviles que son diseminadas por el viento (fig. 17-4, *A*). Éstas pueden formarse por distintos procedimientos.

Frecuentemente, un hongo determinado puede formar más de una clase de esporas. Por lo general, cada especie forma un tipo de espora de importancia principal y uno o más tipos menos importantes o encargados de diferentes funciones. Así, muchas especies presentan una fase de espora mediante la cual atraviesan el invierno, por lo que tales esporas son esporas de reposo. Una misma especie puede presentar una o más formas de esporas, que permiten una rápida diseminación a lo largo de la estación de crecimiento. Estas esporas pueden ser completamente diferentes por el color, estructura, espesor de la membrana y otros caracteres. Determinadas especies de hongos llegan a formar hasta cinco clases diferentes de esporas a lo largo de su ciclo vital.

En general, las esporas son unicelulares, pero se conocen muchos casos de esporas pluricelulares. En estos casos, cada célula se comporta como una espora

Escaneado con CamScanner

unicelular, y la estructura debe considerarse más bien como una espora compuesta.

El número de esporas producidas por los hongos es enorme. El esporóforo de una seta común puede producir hasta 40 millones de esporas por hora durante el período activo de descarga de esporas, que dura varias horas. Otros hongos, como los grandes cuescos de lobo, producen cantidades todavía mucho mayores. Cuando se considera el número total de esporas producido a lo largo de una estación, no causa ya maravilla la presencia universal de estos vegetales y sorprende el que no se encuentren todavía en mayor número. Debido a su presencia, el aire a nuestro alrededor está siempre más o menos contaminado por esporas. Para comprobarlo, basta con exponer al aire una placa de cultivo esterilizado por espacio de uno o dos minutos. Las esporas procedentes del aire se establecen rápidamente sobre este substrato y comienzan a desarrollarse (figura 17-5).

Después de su diseminación llevada a cabo por el viento, corrientes de aire o lluvias, las esporas germinan si encuentran condiciones favorables. Algunas esporas de reposo están constituidas de tal modo que deben permanecer en reposo durante cierto tiempo. Un cierto grado de humedad es imprescindible para que tenga lugar la germinación. Algunas esporas requieren la presencia de una película de agua mientras que otras pueden germinar en una atmósfera

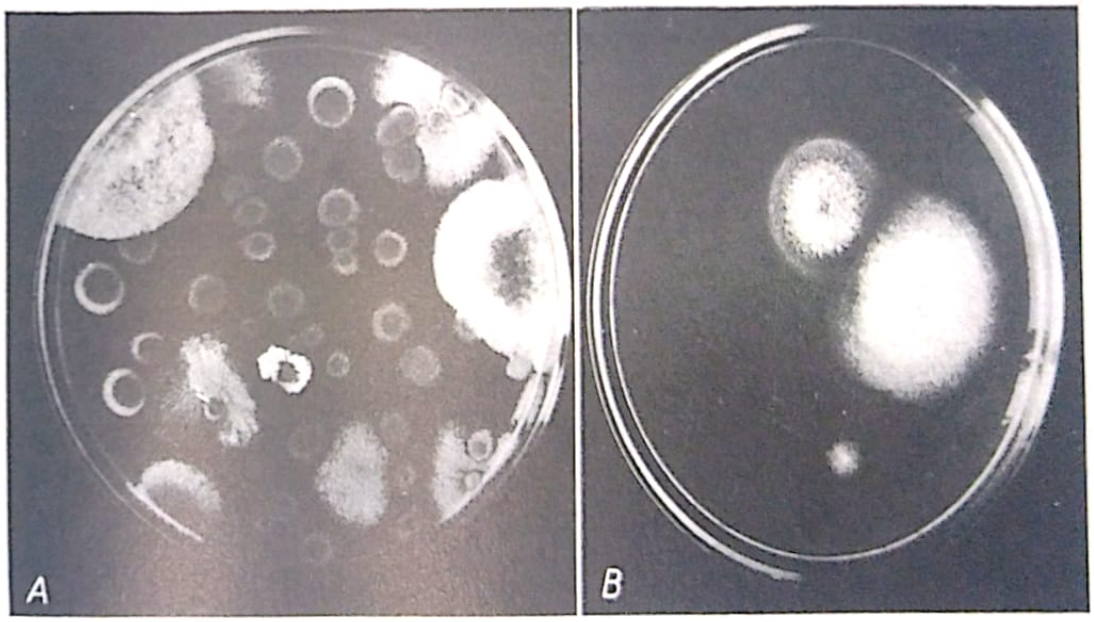


FIG. 17-5. *A*, placa de agar-agar expuesta por espacio de 5 minutos, en un laboratorio lleno de gente y que ha permanecido en incubación durante tres días. Durante el intervalo de cinco minutos de exposición cerca de 50 esporas se depositaron sobre el agar-agar y dieron lugar a diferentes colonias. *B*, placa similar de agar-agar expuesta durante cinco minutos sobre un tronco en los bosques situados en las inmediaciones del laboratorio, al propio tiempo que se realizaba la exposición anterior. Sólo tres colonias se desarrollaron en esta segunda placa.

Escaneado con CamScanner

húmeda. Una temperatura adecuada es asimismo de gran importancia. En general las temperaturas bajas, así como las excesivamente elevadas, suelen impedir la germinación. El óptimo de temperatura para muchas esporas se halla situado entre 15 y 20°C. La germinación de las esporas se realiza generalmente mediante la extrusión, a través de un punto determinado de la membrana de la espora, de un saco protoplasmático, el cual se alarga rápidamente constituyendo un tubo estrecho denominado tubo germinativo (fig. 17-4, *B*). Este tubo sigue creciendo y alargándose hasta que, finalmente, constituye el micelio. Con las esporas aptas para la germinación y en condiciones atmosféricas adecuadas, un hongo puede propagarse rápidamente. Tales coincidencias son la causa directa de la rápida y extensa propagación de varias enfermedades vegetales en unos pocos días húmedos y bochornosos durante la estación vegetativa. Las esporas de varios hongos pueden hacerse germinar fácilmente en agua corriente y son interesantes objetos para el estudio microscópico (fig. 17-4, *B*).

Importancia económica de los hongos. La importancia económica de las diferentes clases de hongos se expondrá más adelante al tratar de cada una de ellas. Sin embargo, señalaremos aquí unos cuantos extremos de carácter general. Mientras que muchos hongos son decididamente perjudiciales para el hombre, otros, en cambio, resultan beneficiosos y aun indispensables. Algunos, como las setas y las trufas, se utilizan en la alimentación, y otros constituyen fuentes de medicamentos. Es bien conocido el empleo de las levaduras para la elaboración del pan, la preparación de bebidas alcohólicas y en varios otros procesos fermentativos, siendo además una fuente de vitaminas. Algunos hongos se utilizan para la preparación de queso y otros en diversos procesos industriales.

El moho rosado del pan, *Neurospora sitophila*, y otros hongos diversos se utilizan en los estudios de genética debido a que se reproducen sexualmente y a que completan su ciclo vital en unos pocos días. Las ascosporas individuales pueden aislarse y ser estudiadas en su desarrollo. Además, pueden obtenerse mutaciones mediante radiaciones u otros procedimientos y los caracteres mutados pueden seguirse con facilidad en su transmisión. Tales estudios han contribuido mucho a nuestros conocimientos acerca de la acción de los genes en la herencia de los caracteres bioquímicos, así como también de los morfológicos.

Hongos del suelo. La importancia de los hongos del suelo es frecuentemente minimizada en los estudios sobre la fertilidad del mismo. En investigaciones realizadas por la Rothamsted Experiment Station de Inglaterra, se ha estimado que el material celular vivo constituido por hongos se encontraba en el suelo en una proporción de unos 1900 kg por hectárea, cantidad que es casi el doble del material representado por las bacterias y demás microorganismos del suelo conjuntamente. Estos hongos son de importancia para la conservación de la fertilidad del suelo, no sólo porque desintegran las substancias orgánicas complejas como la celulosa, proteínas y otros compuestos, transformándolos así en

Escaneado con CamScanner

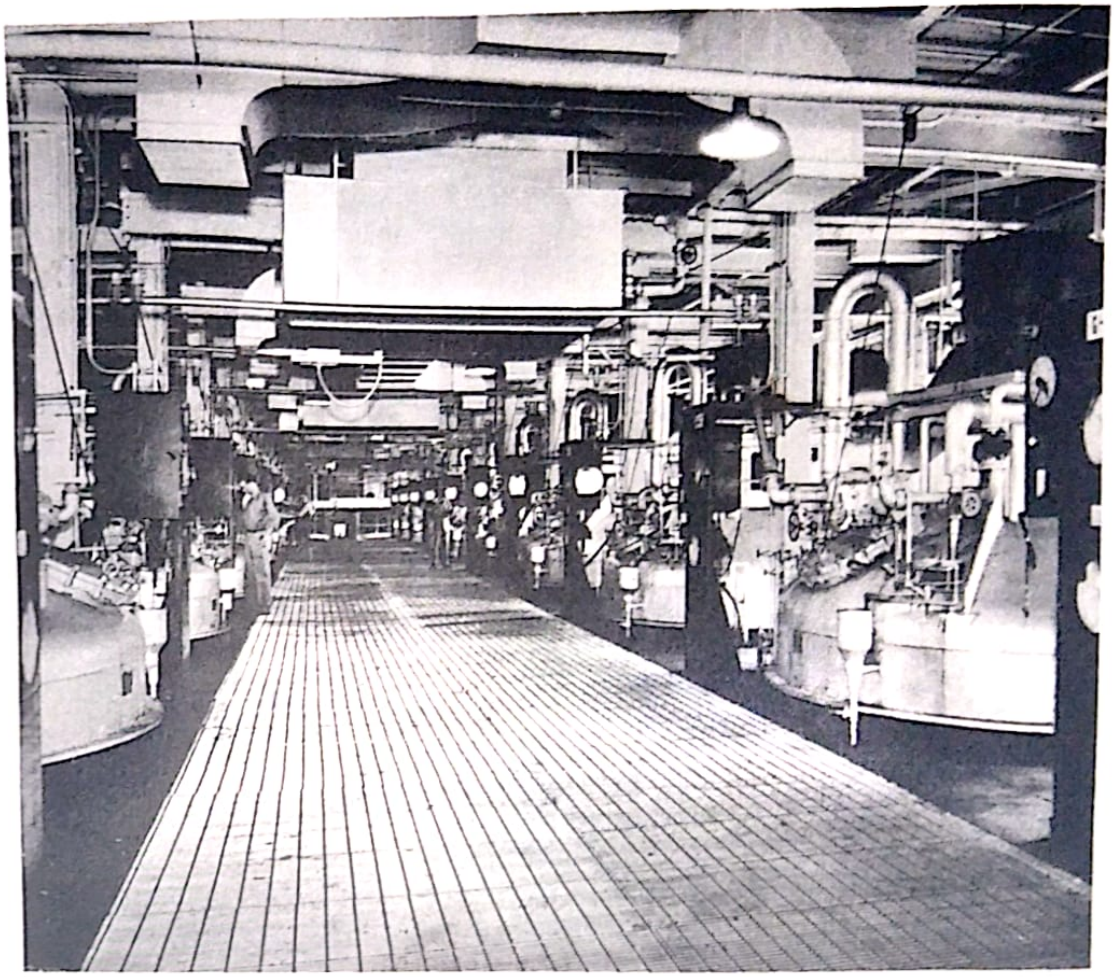


FIG. 17-6. Batería de fermentadores utilizada en la producción de antibióticos en la planta Cherokee de la Merck and Co., Inc. *(Cortesía de Merck and Co., Inc., Danville, Pa.)*

formas utilizables por las plantas cultivadas, sino también porque utilizan muchas substancias inorgánicas, que de este modo no se pierden por arrastre del agua. Algunos de los hongos del suelo son más activos en la producción de amoníaco a partir de las proteínas que las bacterias nitrificantes. Sin embargo, no todos los hongos del suelo son beneficiosos. Algunos de ellos atacan a las plántulas mientras que otros causan graves enfermedades a los cultivos más maduros. Mientras que en algunos casos se encuentran en el suelo únicamente las esporas o formas de reposo de estos hongos patógenos, en otros casos estos hongos llevan vida saprofítica en el suelo, convirtiéndose más tarde en parásitos.

Substancias antibióticas. Muchos hongos producen determinadas substancias químicas que impiden el crecimiento de las bacterias y de otros microorganismos o bien los destruyen. Tales substancias se denominan ***antibióticos.*** La más conocida de estas substancias es la ***penicilina,*** que desde 1941 viene siendo ampliamente utilizada como agente terapéutico contra las enfermedades producidas por ciertas bacterias, principalmente las del tipo Gram-positivo. La penicilina es un producto metabólico del hongo, *Penicillium notatum,* a partir

Escaneado con CamScanner

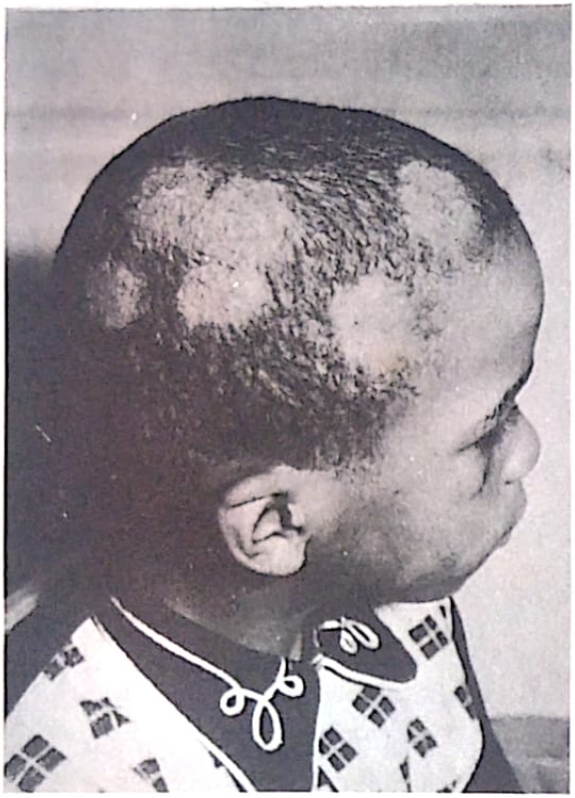


FIG. 17-7. *Tinea capitis*, tiña del cuero cabelludo, micosis producida por *Microsporum audouini*. (*Fotografía cortesía del doctor A. M. Kligman, Duhring Laboratories, Hospital of the University of Pennsylvania, Filadelfia.*)

del cual se obtiene en cantidades comerciales (fig. 17-6).

Otro antibiótico es la ***estreptomicina***, así llamado porque se aisló originariamente del *Streptomyces griseus*, un actinomiceto. Su empleo es efectivo contra algunas bacterias que no son afectadas por la penicilina, especialmente las Gram-negativas. La ***aureomicina***, obtenida asimismo de un actinomiceto, es efectiva en el tratamiento de muchas enfermedades graves de los animales y del hombre que no responden fácilmente a los otros antibióticos. Se han descubierto otros muchos antibióticos procedentes de hongos y de otros organismos, muchos de los cuales no se utilizarán probablemente nunca como agentes terapéuticos debido a sus propiedades tóxicas.

Enfermedades de los animales y del hombre. Micología médica. Muchos hongos diferentes infectan el cuerpo de los animales y del hombre, denominándose ***micosis*** a las enfermedades por ellos producidas. Ejemplos de tales enfermedades son la tiña (fig. 17-7), el pie de atleta, la fiebre del valle, la histoplasmosis y la aspergillosis, existiendo muchas otras más. Algunas de estas micosis afectan únicamente a la piel, mientras que otras producen infecciones generalizadas de naturaleza más grave. Mientras que en el hombre las enfermedades fatales producidas por los hongos son menos frecuentes que las debidas a las bacterias, son, sin embargo, importantes. Según estadísticas de mortalidad de los Estados Unidos, de todos los fallecimientos motivados por enfermedades parasitarias, el 3 por 100 son causadas por hongos. Las micosis predominan en las regiones tropicales. Los tipos no mortales son probablemente tan comunes como algunas enfermedades bacterianas. La ***Micología médica***, cuyo cometido es el estudio de los hongos causantes de micosis, es una rama importante del estudio general de los hongos.

Enfermedades vegetales. Patología vegetal. Las enfermedades de los vegetales pueden obedecer a múltiples causas diversas, como son las deficiencias o excesos de determinadas substancias minerales; condiciones ambientales desfavorables de luz, temperatura y disponibilidad de oxígeno; gases y otras substancias

Escaneado con CamScanner

tóxicas; desequilibrio alimenticio y otras perturbaciones fisiológicas internas; virus; ataques de gusanos nemátodos, insectos, ácaros, arañas y otros animales, bacterias, actinomicetos y hongos. La fitopatología trata de todas estas enfermedades. De todas las enfermedades parasitarias sufridas por las plantas las más comunes son las causadas por los hongos. Los hongos causantes de enfermedades vegetales pertenecen a todos los grupos principales, y apenas si existe alguna especie que no esté sometida al ataque de uno o más de ellos. No sólo causan anualmente pérdidas a las cosechas evaluables en muchos millones de dólares, sino que además, muchos mohos, mildius y otros hongos dañan también a los alimentos, destruyen telas, fibras, papel y cuero, y pudren la madera. Es cometido del fitopatólogo prevenir y regular tales daños, por lo que es esencial para él tener un conocimiento de los hongos.

Para prevenir y combatir las enfermedades de las plantas se utilizan diversos métodos de ataque, entre los que mencionaremos los siguientes:

1) *Exclusión y cuarentena,* prohibiendo el transporte de plantas afectadas de una a otra región. En 1912, el Congreso de los Estados Unidos decretó la primera acta de cuarentena para combatir las enfermedades vegetales. Desde entonces han sido establecidas 50 o más cuarentenas federales de enfermedad para prevenir la extensión de determinados parásitos vegetales. Casi todos los países extranjeros, así como los diferentes estados de la Unión, poseen actualmente leyes similares.

2) *Saneamiento,* o mantenimiento de determinadas condiciones sanitarias en las proximidades de las plantas en crecimiento. Ello implica la destrucción, mediante la quema u otros procedimientos, de plantas enfermas o restos vegetales que puedan albergar organismos productores de enfermedades, o la eliminación de lugares de reproducción de tales organismos.

3) *Desarrollo de la resistencia e inmunidad frente a las enfermedades.* Algunas variedades de plantas son más resistentes que otras, pudiendo ser completamente inmunes a determinados agentes patógenos. Tal resistencia es con frecuencia un carácter hereditario. La selección y cría de tales variedades constituye en ocasiones el método más efectivo, cuando no el único, de combatir ciertas enfermedades. Tal es particularmente el caso de algunas enfermedades víricas y bacterianas de los vegetales, pero el método ha sido también aplicado frente a múltiples enfermedades causadas por hongos.

4) *Selección de semillas y órganos de propagación libres de enfermedades.* Algunas enfermedades, como la antracnosis de las judías, se transmiten de una cosecha a otra por medio de semillas enfermas. De manera análoga, los tubérculos de la patata y otros órganos de propagación pueden albergar agentes patógenos. El cuidado en la selección de semillas y órganos de propagación sanos puede impedir la expansión de ciertas enfermedades.

5) *Rotación de cultivos.* Las esporas o micelios de algunos hongos pueden sobrevivir de un año al otro en el suelo. El lapso de tiempo durante el cual

Escaneado con CamScanner

dichos hongos pueden permanecer vivos en el suelo varía, pero los daños causados por estos organismos pueden reducirse sembrando en el mismo suelo cultivos diferentes, año tras año. Efectivamente, una de las razones principales para la rotación de cultivos es la de reducir las enfermedades vegetales.

6) *Corrección de las deficiencias y excesos minerales en el suelo.* Las enfermedades causadas por las deficiencias de ciertas substancias minerales en el suelo se manifiestan generalmente por el amarilleamiento, abigarramiento y otras decoloraciones de las hojas y de otras partes de las plantas, así como por la detención del crecimiento. Ejemplos de tales enfermedades deficitarias son la marchitez del tabaco causada por la deficiencia de magnesio; la podredumbre del corazón de las remolachas debida a la deficiencia de boro; la aparición de hojas pequeñas o en roseta de los árboles frutales producida por la deficiencia de cinc; el fruncido de las hojas de varias plantas causada por la falta de cobre; la clorosis de la espinaca debida a la deficiencia en magnesio, y la clorosis de la piña americana, ocasionada por el déficit en hierro. Las plantas sufren también de clorosis cuando disponen de un inadecuado suministro de nitrógeno. En algunos casos estas enfermedades se corrigen rociando las plantas con sales del elemento deficitario y en otros incorporando tales sales al suelo. Un exceso de sales de boro, cinc, cobre u otros elementos puede resultar tóxico para las plantas. Se ha señalado frecuentemente que un exceso de sales de nitrógeno solubles hace a las plantas más susceptibles a las enfermedades infecciosas, como el fuego, enfermedad bacteriana que afecta a los manzanos y perales. Es probable que exista una relación entre las cantidades de varias substancias inorgánicas absorbidas por las plantas y la susceptibilidad de éstas frente a la invasión por parásitos.

7) *Esterilización del suelo y de otros medios* por el calor y determinadas substancias químicas. La esterilización parcial de los suelos o pasteurización del suelo por medio del calor eléctrico o del vapor es un método común de combate de enfermedades en los invernaderos y sementeras. Es posible elegir una temperatura que inactive muchos organismos destructores sin perjudicar a la mayoría de los beneficiosos ni perjudicar de otro modo al suelo como medio de crecimiento. El aldehido fórmico y otras substancias químicas se emplean también a veces para la esterilización del suelo.

8) *Tratamiento de las semillas* mediante el calor o el uso de ciertos productos químicos. El objeto del tratamiento de las semillas es destruir los organismos patogénicos que puedan hallarse en las mismas, así como evitar su invasión desde el suelo al proceder a la siembra. El tratamiento puede comportar el empleo del calor. Así, por ejemplo, el agua caliente se utiliza como tratamiento eficaz contra la propagación del tizón en el trigo, el cual se trasmite debido a una infección interna del grano. Con más frecuencia, las semillas se tratan con productos químicos, ya sean éstos en solución o en polvo. Para ello se usan el formaldehido y los compuestos mercuriales, cúpricos y sulfúricos. Mu-

Escaneado con CamScanner

chos agricultores tratan así sus semillas antes de ofrecerlas al mercado. Los compuestos orgánicos mercuriales gozan, a este propósito, de gran aceptación. Algu-

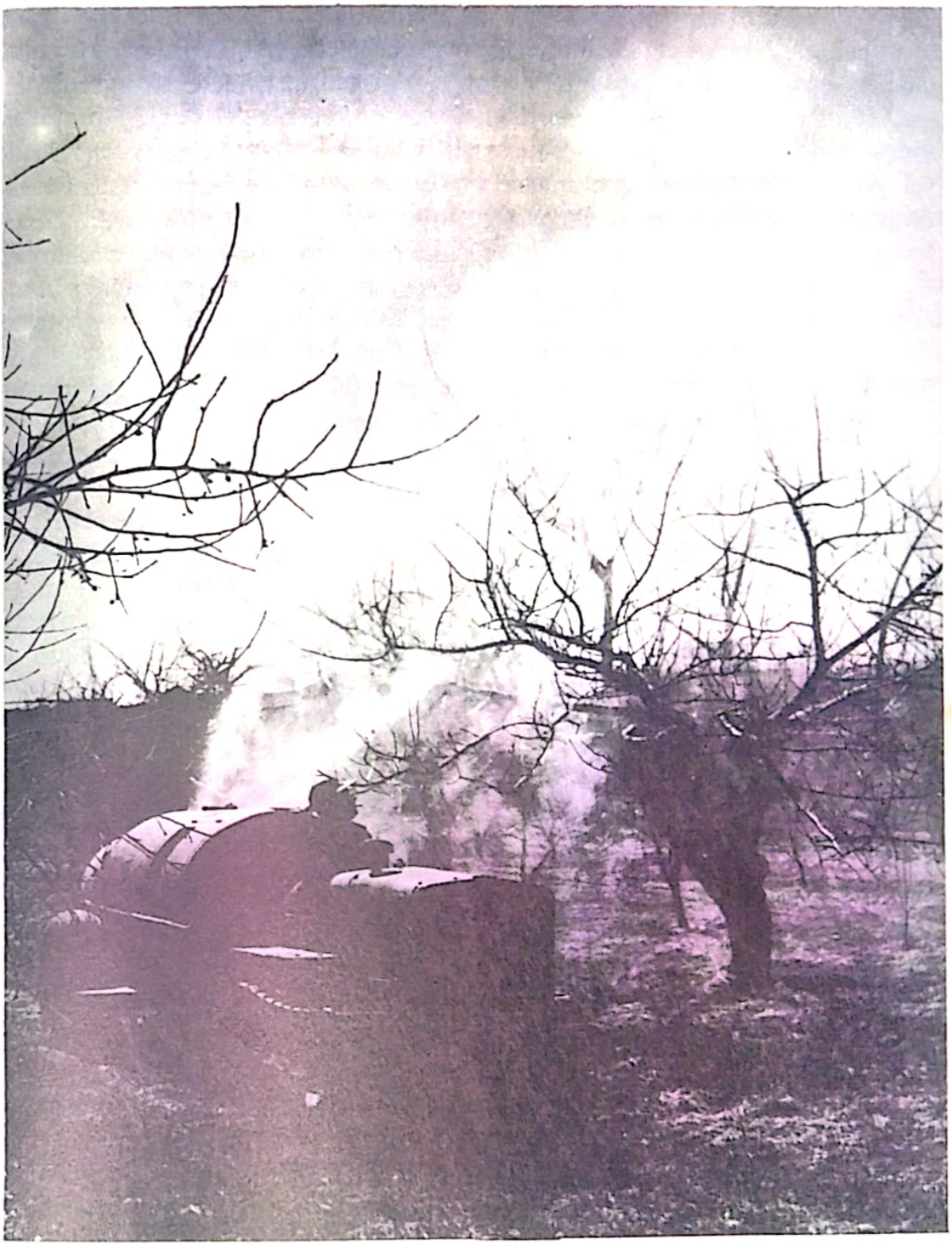


FIG. 17-8. Rociado de manzanos para prevenir enfermedades. *(Fotografía por R. S. Beese, cortesía de H. C. Fink.)*

Escaneado con CamScanner

nas semillas, sin embargo, no pueden tratarse por este sistema. Es preciso, en todo caso, poner el máximo cuidado para evitar que los productos químicos puedan llegar a perjudicar a las semillas.

9) *Rociamiento o empolvamiento de las plantas con fungicidas* (fig. 17-8) principalmente con objeto de impedir la invasión de hongos patógenos, así como también para detener la expansión de los ya presentes. Los activos ingredientes empleados para ello contienen generalmente cobre o azufre. El caldo bordelés, preparado con cal y sulfato de cobre, y el sulfato de cal, que es una mezcla de cal y de azufre, fueron ampliamente utilizados al principio con estos fines. Actualmente son muchos los materiales orgánicos utilizados para rociar. Generalmente se les añade también un insecticida. Debe ponerse mucho cuidado en evitar los daños que pueden producirse al rociar y tanto esta operación como el empolvamiento deben realizarse a su debido tiempo para que sean efectivos. En el caso de que se empleen substancias que pueden resultar tóxicas para el hombre, el gobierno regula la tolerancia de los residuos del rociamiento permitidos en las plantas de cultivo.

La fabricación de fungicidas se ha convertido en una importante empresa comercial. En los Estados Unidos se emplearon 2 268 000 kilogramos de fungicidas en 1956. Aunque su empleo ha incrementado el coste de las cosechas, ha incrementado igualmente el valor y la calidad de las mismas. De hecho, sin el empleo de fungicidas apropiados muchas cosechas no se lograrían.

10) *Extirpación.* Muchas de las «royas» de las plantas requieren dos clases distintas de huéspedes para completar su ciclo vital. Así, la grosella y la uva espín son los huéspedes alternativos de la roya vesicular del pino blanco; el cedro rojo es el huésped alternante de la roya del manzano, y el agracejo común es el huésped alternante de la roya que produce el tallo negro del trigo. En algunas regiones ha sido posible eliminar tales enfermedades destruyendo al huésped menos importante, impidiendo con ello que el hongo pueda completar su ciclo vital. Un programa extensivo se está llevando actualmente a cabo en varias regiones de los Estados Unidos para destruir el agracejo común con objeto de combatir a la roya del trigo. Con ello se ha logrado ya una disminución importante de las pérdidas anuales de trigo debidas a dicha enfermedad.

Otros métodos, además de los indicados, han sido utilizados en casos especiales como, por ejemplo, la inyección de substancias químicas a los árboles para neutralizar las deficiencias minerales o para combatir a los parásitos. Los antibióticos se aplican mediante aspersión contra enfermedades como el fuego de las peras, manzanas y membrillos. El empleo de vacunas, antitoxinas y sueros, que son muy efectivas en ciertas enfermedades de los animales y del hombre, ha logrado escasos éxitos en las plantas. Ello es debido en parte a que el patólogo vegetal debe tratar con gran número de plantas a la vez más que con individuos, y en parte a que las plantas carecen de un sistema circulatorio comparable al de los animales superiores y del hombre. En lo que se refiere a los medios de

Escaneado con CamScanner

combate en general, las medidas preventivas son comúnmente mucho más eficaces con las enfermedades vegetales que los intentos de combatir una enfermedad ya presente.

Clasificación. Los Eumicofitos, o verdaderos hongos, se dividen generalmente en las cuatro clases siguientes:

1. **Ficomicetos,** u hongos semejantes a algas, en los cuales las esporas se producen generalmente en esporangios, y las hifas o bien faltan o, cuando se hallan presentes, están desprovistas de membranas transversales. Todos los siguientes grupos poseen hifas tabicadas.
2. **Ascomicetos,** u hongos saco, en los cuales las esporas se forman en los órganos denominados ascas.
3. **Basidiomicetos,** u hongos con basidios, cuyas esporas se producen generalmente en grupos de cuatro, sobre unos órganos especializados llamados basidios.
4. **Hongos imperfectos** (Deuteromicetos), grupo formado por múltiples especies, cuyos ciclos vitales no se conocen del todo, pero que no son fácilmente atribuibles a ninguna de las clases precedentes.

FICOMICETOS

Características generales. El cuerpo vegetativo de los Ficomicetos consiste bien en una sencilla masa protoplasmática o bien en un extenso micelio, pero sin que en ningún caso se formen membranas celulares internas. Por con-

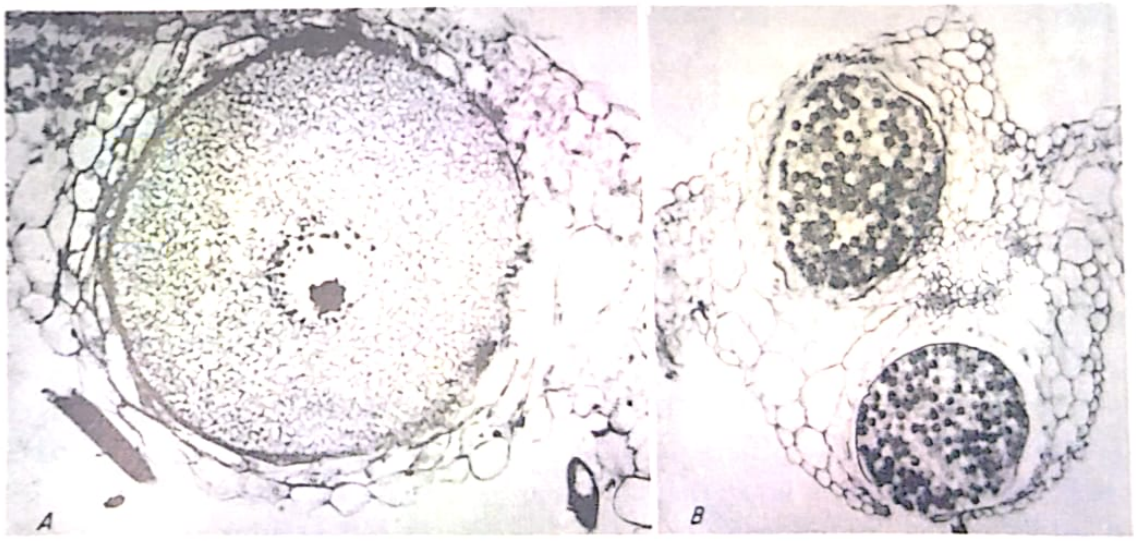


FIG. 17-9. *Synchytrium decipiens*, chytrido parásito de *Amphicarpa monoica*. *A*, talo unicelular unicleado dentro de una célula hinchada del huésped; *B*, dos soros con esporangios, cada uno de los cuales contiene muchas zoosporas que son liberadas por ruptura del tejido del huésped.

Escaneado con CamScanner

FIG. 17-10. Enfermedad de la verruga negra de la patata producida por *Synchytrium endobioticum*.

siguiente, el cuerpo vegetal presenta estructura cenocítica aun cuando, en algunos micelios viejos, puedan formarse membranas transversales durante la formación de los órganos reproductores. Las zoosporas se hallan presentes en los miembros acuáticos del grupo mientras que en las especies terrestres y epífitas se forman generalmente esporas inmóviles que son diseminadas por el viento. Unas especies son isógamas, otras heterógamas y en algunas no existe la reproducción sexual. Aquí consideramos cuatro órdenes, a saber: *Chytridiales*, *Saprolegniales*, *Mucorales* y *Peronosporales*.

Chytridiales. La mayoría de los miembros de este orden son unicelulares acuáticos, parásitos o saprofitos, sin verdadero micelio (fig. 17-9, *A*). Algunos parasitan a las plantas vasculares terrestres, pero la mayoría son parásitos de algas, animales acuáticos microscópicos y hongos acuáticos. Pueden ser parásitos externos o internos. Las membranas celulares están constituidas por quitina y a veces contienen celulosa.

Reproducción asexual (fig. 17-9, *B*). Se realiza mediante zoosporas uniflageladas producidas en masas en el interior del talo. En algunos géneros todo el protoplasma se divide para dar lugar a las esporas o gametos, mientras que en otros la parte fértil se diferencia de la parte vegetativa. Las zoosporas tienen generalmente movimiento ameboide cuando se escapan de la célula madre. Cada una de ellas puede desarrollarse para originar a una nueva planta.

La *reproducción sexual* tiene lugar mediante la unión isógama de zoogametos formados generalmente a fines de la estación de crecimiento de manera semejante a como se forman las zoosporas. Por su aspecto los zoogametos se asemejan a las zoosporas. Se fusionan por pares. Los cigotos biflagelados resultantes de la unión nadan durante cierto tiempo, después pasan a la fase de reposo y penetran a través de las membranas celulares del huésped. Después de penetrar en la célula huésped el cigoto crece, convirtiéndose en una célula en reposo de

Escaneado con CamScanner

paredes gruesas. A la primavera siguiente, mediante división celular repetida, se forma un protoplasma plurinucleado, que finalmente se desintegra en zoosporas, cada una de las cuales puede infectar al huésped.

Algunos de estos hongos producen graves enfermedades a las plantas cultivadas. Entre ellos está la verruga de corona de la alfalfa, la mancha parda del maíz y la verruga negra de la patata (fig. 17-10).

Mohos acuáticos (Saprolegniales). Este orden está constituido casi completamente por hongos acuáticos que viven saprofíticamente sobre las materias orgánicas, o más raramente parásitos, especialmente de los peces y anfibios. A veces causan graves daños en las piscifactorías y acuarios. Algunos se encuentran en el suelo. Generalmente poseen un micelio blanco, bien desarrollado, con aspecto de moho que crece tanto en la superficie como en el interior

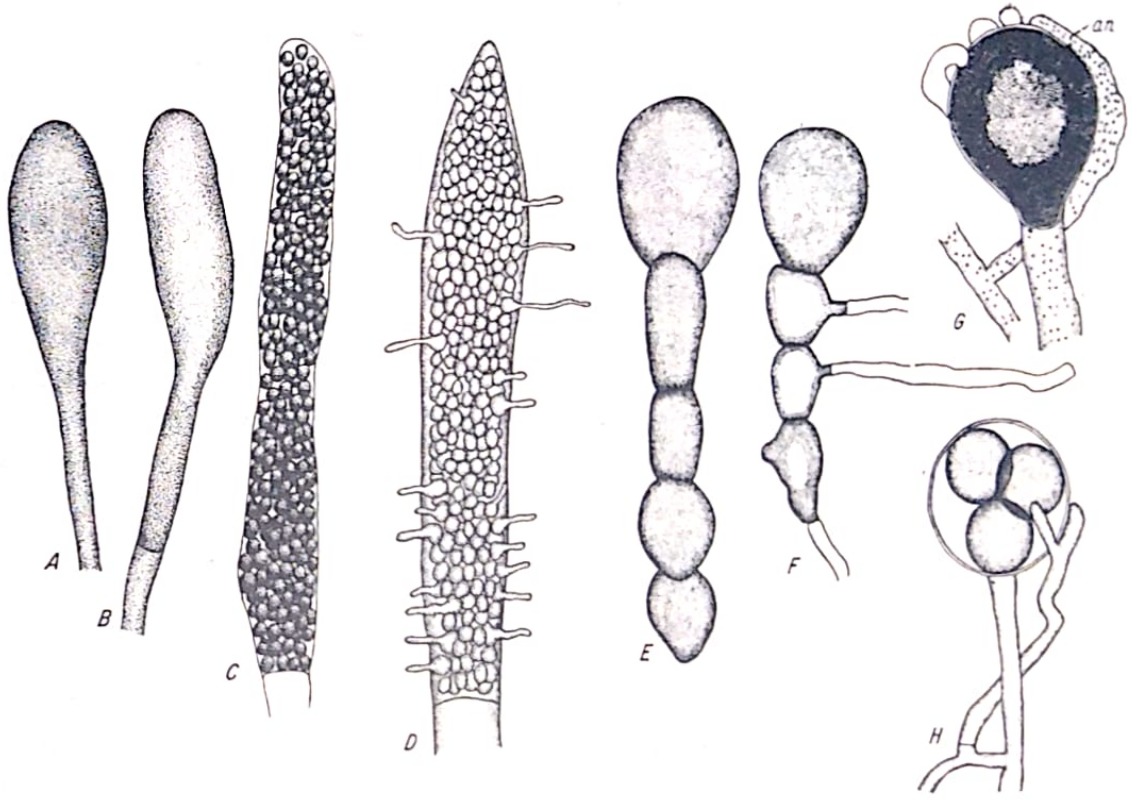


FIG. 17-11. *A-C, Saprolegnia ferax; A, B,* jóvenes zoosporangios en formación sobre los extremos de las hifas con gran densidad de citoplasma; el esporangio queda luego separado del resto de la hifa por una pared transversal, como en *B; C,* esporangio maduro lleno de zoosporas a punto de emergir; *D-F,* reproducción asexual en las Saprolegniales: *D,* extremo de filamento conteniendo formaciones semejantes a las zoosporas, algunos de los cuales han germinado, los tubos germinativos atraviesan la membrana de la hifa; *E, F,* formación de yemas y su germinación dando lugar a la formación de hifas, en una especie de *Pythiopsis; G, H,* reproducción sexual en las Saprolegniales: *G,* oogonio en forma de pera de una especie de *Saprolegnia* al cual están fijados cuatro anteridios, *an; H,* oogonio maduro de una especie de *Achlya,* que contiene tres huevos, con un tubo de fecundación penetrando en la cavidad oogonial. *(A-C dibujados por Christian Hildebrandt, D-H dibujados por Edna S. Fox.)*

Escaneado con CamScanner

del substrato. Las membranas celulares están formadas por verdadera celulosa. El citoplasma, plurinucleado e incoloro, está muy vacuolizado y generalmente es muy granulado.

La *reproducción asexual* se realiza mediante zoosporas biflageladas producidas en zoosporangios plurinucleados en forma de maza, formados en los extremos de las hifas, o a veces de forma globosa, apareciendo a intervalos a lo largo de un filamento, quedando separados de él por medio de una membrana transversal (fig. 17-11, *A-C*). El protoplasma del esporangio forma una capa parietal que rodea a una gran vacuola. Surcos irregulares parecen extenderse hacia fuera de la vacuola, dividiendo finalmente al protoplasma en numerosas zoosporas uninucleadas (fig. 17-11, *C*). En otros casos, el protoplasto indiviso es expulsado fuera del esporangio como una masa desnuda que se reviste a sí misma con una membrana. Entonces el protoplasma se divide para formar las zoosporas. Éstas son piriformes y están provistas de flagelos en su extremo. Después de que han escapado fuera del esporangio (por enjambramiento), nadan libremente durante cierto tiempo, pasando luego a una fase de reposo, de la que salen, después de varias horas, presentando forma de judía, con dos flagelos implantados en uno de sus lados. Finalmente las zoosporas germinan produciendo cada una de ellas un tubo germinativo que se desarrollará constituyendo un micelio.

En varios géneros el contenido protoplasmático del esporangio queda separado en cuerpos esporiformes carentes de flagelos. Estos cuerpos germinan *in situ*, produciendo cada cual un tubo germinal cenocítico que sale al exterior a través de la membrana del esporangio (fig. 17-11, *D*). Algunas especies producen propágulos en los cuales un filamento queda dividido en células cortas que adoptan forma elipsoide o globosa (fig. 17-11, *E*, *F*). Tras un corto período de reposo, cada una de ellas puede germinar desarrollando un micelio.

La *reproducción sexual*, en las especies en que se sabe que existe, es heterógama, con oogonios y anteridios bien desarrollados. Los oogonios, unicelulares se originan en forma de hinchamientos globulares sobre las hifas terminales, separados por membranas transversales. Muchos de los núcleos del oogonio degeneran, pero uno o varios de ellos permanecen, convirtiéndose en los núcleos de los huevos. El anteridio (fig. 17-11, *G*, *H*) se desarrolla en una hifa situada debajo del oogonio o de otra hifa. Contiene varios núcleos y crece hasta entrar en contacto con el oogonio, momento en el cual emite lateralmente uno o más tubos de fecundación que perforan la pared del oogonio. Los extremos de estos tubos entran en contacto con los huevos. No se forman espermatozoides, sino que los núcleos masculinos fecundan a los huevos. Los huevos fecundados se convierten en oosporas de membranas gruesas, las cuales, después de varios meses de reposo, germinan produciendo tubos germinativos que forman pronto zoosporangios y zoosporas. En algunos casos las zoosporas se originan partenogenéticamente, es decir, sin fecundación.

Escaneado con CamScanner

FIG. 17-12. Moho negro común, *Rhizopus nigricans*. *A*, mitad de un pan que ha permanecido en un recipiente húmedo por espacio de varios días. El revestimiento algodonoso es el micelio; los puntitos son esporangios; *B*, fotografía parcial ampliada para mostrar los esporangios de color negro.

Mohos negros (Mucorales). Los hongos de este grupo son saprofíticos en su mayoría, abundando mucho en la materia orgánica en descomposición. Frecuentemente son causa de la podredumbre de frutos y verduras almacenados. Algunos son parásitos de otros hongos y de plantas superiores. El término de «mohos negros» obedece al color negro de las esporas asexuales producidas en abundancia en su madurez. Las esporas de estos hongos están universalmente distribuidas por el aire. Para obtener un lujuriante desarrollo del micelio basta con exponer un trozo de pan a una atmósfera húmeda durante unos días (fig. 17-12, *A*).

Los Mucorales difieren del orden precedente en especial por su habitat más terrestre, por la carencia de zoosporas en su ciclo vital y por la presencia de un tipo particular de reproducción sexual denominado conjugación.

El micelio es incoloro o ligeramente pardusco, recubriendo al substrato con espeso revestimiento de hifas enmarañadas. Parte del mismo está incluído en el substrato. Sobre las hifas superficiales de unas pocas especies se forman a intervalos unas proyecciones semejantes a raíces denominadas rizoides, que penetran dentro del substrato. El micelio consta de filamentos ramificados, carentes de septos, que contienen un citoplasma abundante, generalmente fluyente, y numerosos núcleos pequeños. En las hifas más viejas se encuentran gene-

Escaneado con CamScanner

ralmente tabiques transversales, y las formaciones reproductoras están comúnmente separadas por septos de las partes vegetativas.

La *reproducción asexual* (fig. 17-13, *E, I*) se realiza mediante esporas inmóviles diseminadas por el viento producidas en esporangios formados en el ápice de hifas erectas, denominadas ***esporangióforos.*** Los esporangios son visibles en forma de pequeños cuerpos esféricos negros sobre el micelio (fig. 17-12, *B*). Los esporangios se desarrollan en forma de abultamientos terminales globulosos, llenos de citoplasma plurinucleado que, finalmente, se transforma en esporas uninucleadas. En *Rhizopus nigricans*, el moho común del pan, la porción esporífera del esporangio está separada mediante un tabique de una parte central cupuliforme denominada ***columela.*** Al alcanzar un substrato apropiado, las esporas germinan constituyendo nuevas plantas.

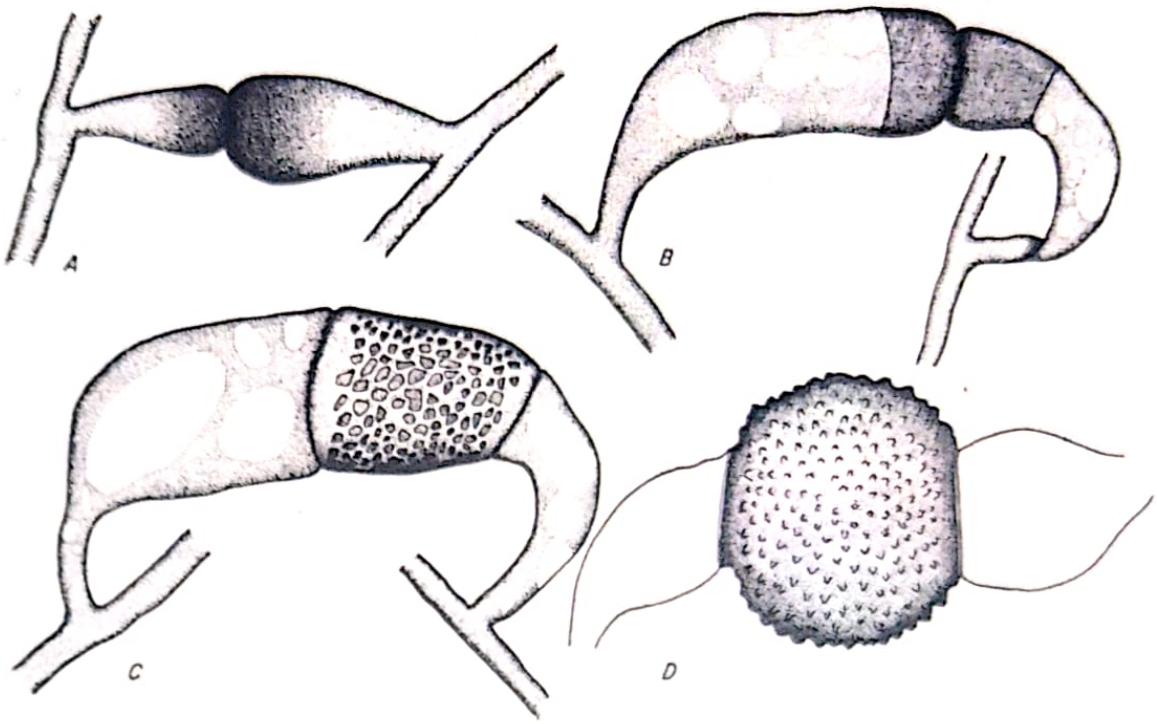
La *reproducción sexual* (fig. 17-13, *A-D*) se realiza por conjugación. En *Rhizopus nigricans*, que constituye un buen ejemplo de este grupo, dos hifas próximas emiten cada una de ellas una rama corta, plurinucleada, en forma de maza. Al encontrarse ambas ramas por sus extremos, la punta de cada una de ellas queda separada del resto de la rama por una membrana transversal, convirtiéndose en un gametangio plurinucleado. El resto de la rama se llama ***suspensor.*** La doble pared situada entre ambos gametangios se deshace y el protoplasma de los dos gametangios se mezcla para formar una cigospora plurinucleada. La cigospora desarrolla una gruesa membrana oscura, frecuentemente espinosa, y después de reposar durante un largo período, germina produciendo un solo esporangióforo con un esporangio, denominado esporangio germinativo, con esporas inmóviles.

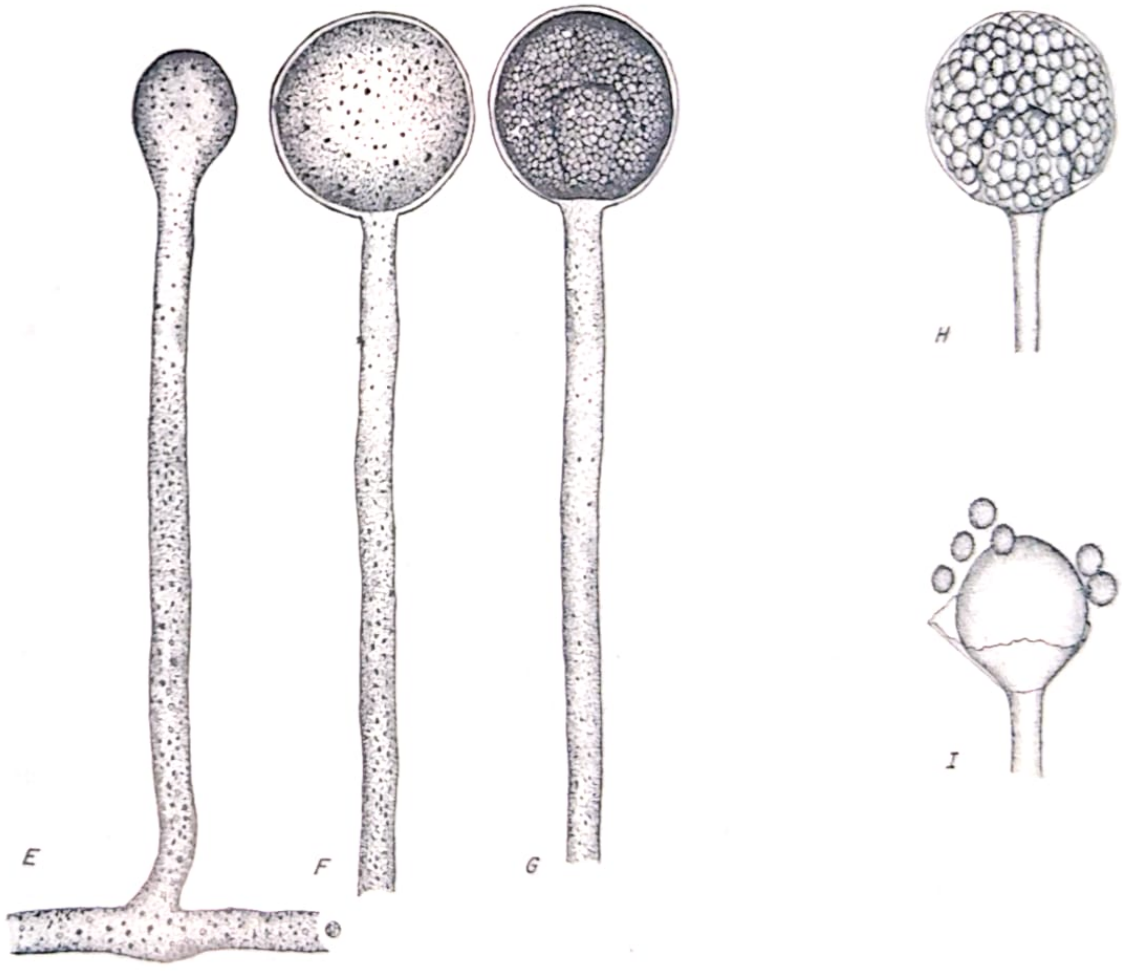
Entre los Mucorales, así como en otros grupos de hongos, se ha comprobado la existencia de dos tipos distintos de especies, a saber, tipos ***homotálicos*** y tipos ***heterotálicos.*** En los primeros, la conjugación se realiza entre hifas originadas a partir de una sola espora; es decir, entran en conjugación dos hifas de un mismo micelio. En las especies heterotálicas la conjugación depende de la presencia de micelios originados a partir de dos esporas esencialmente distintas. Han sido designadas por cepas «positivas» y cepas «negativas». En este

---

FIG. 17-13. A-D. Diferentes estadios de la reproducción sexual de un moho negro; *A*, dos ramas hifales laterales en contacto, el protoplasma va acumulándose en los extremos de cada rama; *B*, la punta de cada rama queda separada mediante una membrana transversal del resto de la misma, con lo que se constituyen dos gametangios en contacto; *C*, ha tenido lugar la coalescencia de ambos gametangios y sobre la membrana de la joven cigospora aparecen espesamientos; *D*, cigospora madura con membrana verrugosa negra; *E-I*, desarrollo del esporangio en el moho negro; *E*, extremo de una hifa hinchándose para formar el esporangio; *F*, esporangio antes de la formación de las esporas; *G*, esporangio con esporas separadas y columela visible; *H*, esporangio con esporas maduras y una columela diferenciada; *I*, esporangio con la membrana rota, de la que queda todavía un resto en forma de orla en la base de la columela globulosa. *(Dibujado por Ernest Geisweite.)*

Escaneado con CamScanner





Escaneado con CamScanner

caso, las cigosporas se formarán sólo cuando entren en contacto un micelio positivo con otro negativo.

Las especies homotálicas producen únicamente en el esporangio esporas análogas, es decir, esporas que originan siempre micelios homotálicos. Sin embargo, en algunas especies heterotálicas el esporangio germinativo contiene únicamente esporas positivas o negativas. En otras especies heterotálicas el esporangio germinativo contiene esporas de los dos tipos. Ello indica que durante el desarrollo de las cigosporas y su subsiguiente germinación ha existido primeramente una fusión de los núcleos (fecundación), probablemente en parejas, y una ulterior reducción de cromosomas (meiosis) para formar las esporas.

Mildius vellosos (Peronosporales). Estos hongos y las formas relacionadas con ellos son de considerable importancia económica debido a que muchos son parásitos de plantas vasculares, incluyendo importantes plantas cultivadas. Así, el mildiu velloso de las uvas es producido por uno de estos hongos. Fue precisamente en relación con esta enfermedad cómo se descubrieron las propiedades fungicidas del caldo bordelés. El tizón del tomate y de las patatas es producido también por un miembro de este grupo. Los estragos de esta enfermedad provocaron el hambre de 1845-1846 en Irlanda y determinaron la llegada a América de muchos inmigrantes de aquel país. La infección de las semillas en los invernaderos y planteles es debida frecuentemente a hongos de este grupo.

El micelio se localiza dentro de los tejidos del huésped, generalmente llenando por completo los espacios intercelulares y penetrando ocasionalmente mediante haustorios dentro de la cavidad celular donde se desarrolla profusamente. El micelio no se desarrolla o apenas en el exterior del substrato, pero en algunos casos, después de la muerte del huésped, el micelio sale algo al exterior sobre las partes en descomposición. Unas pocas especies pueden vivir saprofíticamente en el suelo húmedo.

La *reproducción asexual* se realiza generalmente por medio de esporangios diseminados por el viento. En el género *Albugo*, parásito común de los miembros de la familia de la mostaza, estos órganos se separan en cadenas de los extremos de unas hifas especiales, los esporangióforos, agrupados en zonas blancas en forma de ampolla debajo de la epidermis del huésped (fig. 17-14, *A*). Por esta circunstancia, el hongo se denomina a veces «roya blanca». Al alcanzar la madurez, los esporangios irrumpen a través de la epidermis, siendo diseminados por el viento. En otros muchos géneros, estos cuerpos se forman sobre unos tallos hifales, erectos, aéreos, sencillos o ramificados, que surgen del micelio interno, emergiendo frecuentemente al exterior a través de los estomas de la planta huésped (fig. 17-14, *B-D*). En unas pocas especies los esporangios germinan mientras todavía están unidos a la hifa madre. Los esporangios son caducos y generalmente germinan produciendo cierto número de zoosporas en forma de habichuela, cada una de ellas provista de dos flagelos laterales. En

Escaneado con CamScanner

unos pocos géneros los esporangios germinan produciendo tubos germinativos. Cuando los esporangios van a parar sobre las hojas de plantas susceptibles, los

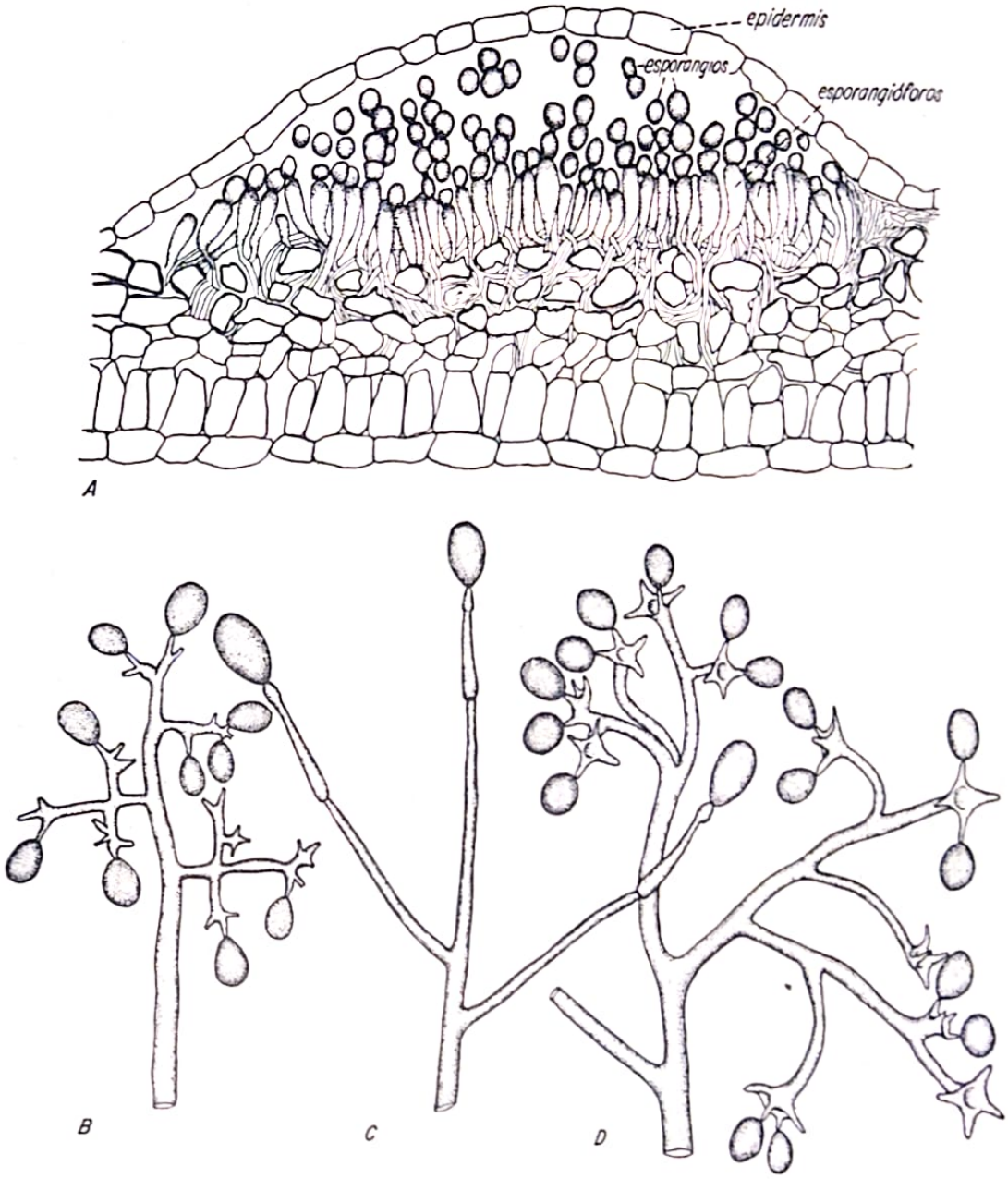


FIG. 17-14. Reproducción asexual en los Peronosporales. *A*, sección a través de una hoja de *Capsella*, portadora de una pústula esporángica de *Albugo candida*; los esporangios se forman en cadenas a partir de una capa basal en empalizada de esporangióforos en forma de maza; la pústula permanece recubierta por la epidermis foliar; *B*, esporangióforo y esporangios del hongo *(Plasmopara viticola)* causante del mildiu velloso de las uvas; *C*, esporangióforos y esporangios del hongo *(Phytophthora infestans)*, causantes de la podredumbre seca de las patatas; *D*, esporangióforos y esporangios del hongo *(Bremia lactucae)* productor del mildiu velloso de la ensalada; los esporangióforos en *B-D* están exertos a través de los estomas de la cara inferior de la hoja. *(A dibujado por Edna S. Fox; B-D por Ernest Geisweite.)*

Escaneado con CamScanner

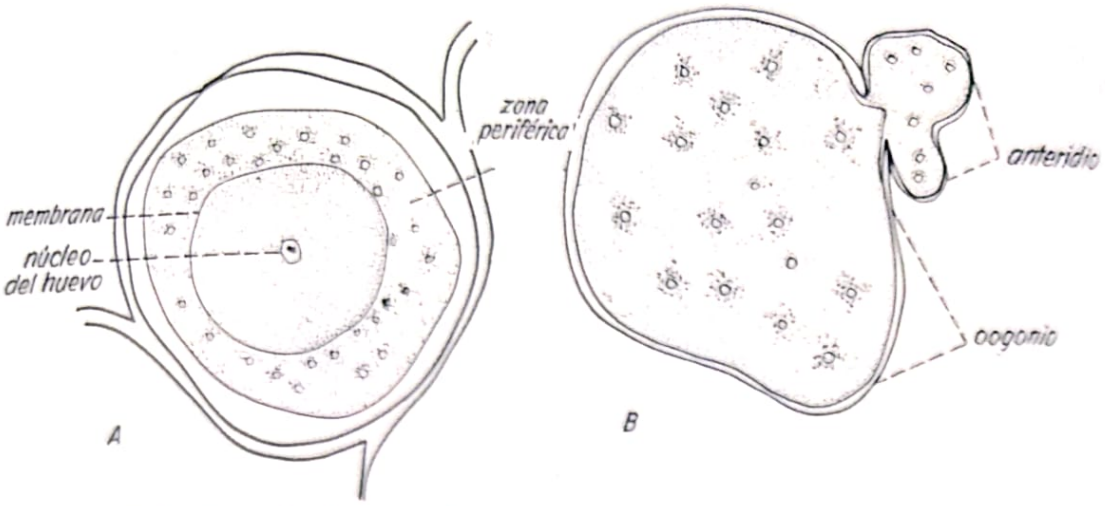


FIG. 17-15. Reproducción sexual en *Albugo*. *A*, sección a través de un oogonio en el cual el único núcleo central del huevo acaba de ser fecundado y se está formando una membrana alrededor de la oospora, separando esta formación de una zona de protoplasma periférica que contiene núcleos degenerados; *B*, sección a través de un oogonio y de un anteridio, cada uno portador de numerosos núcleos.

tubos germinativos o las zoosporas, en condiciones apropiadas, infectan los tejidos del huésped. Se ha señalado que bajo condiciones desfavorables las zoosporas de algunos géneros se enquistan y después enjambran por segunda vez, como en los Saprolegniales, pero con la diferencia de que las segundas zoosporas son iguales a las primeras, si bien algo menores. Estos hongos se denominan «mildius vellosos» debido a que la abundante producción de zoosporangios sobre la superficie del huésped presenta un aspecto pulverulento o algodonoso.

La *reproducción sexual* es heterógama; es decir, se lleva a cabo mediante la producción de anteridios y arquegonios. Los oogonios se forman como hinchamientos globosos sobre las hifas en los espacios intercelulares de las plantas huésped. Los anteridios se forman generalmente próximos a las bases de los oogonios, en forma de ramas cortas, laterales, de aspecto de maza, que se incurvan hacia los arquegonios. Ambas estructuras son al principio plurinucleadas (fig. 17-15). Casi en todas las especies se desintegran todos los núcleos del oogonio a excepción de uno sólo, que se convierte en el núcleo del único huevo que madura siempre. El extremo del anteridio entra en contacto con el extremo del oogonio, estableciéndose una comunicación entre ambos por disolución de sus respectivas membranas. Un tubo fecundante penetra en el interior del oogonio, por el cual pasa un solo núcleo masculino al interior de aquél, fusionándose con el núcleo del huevo. El cigoto resultante (oospora) constituye una formación de reposo de paredes muy gruesas que persiste en el interior de los tejidos de la planta huésped durante todo el invierno. Al llegar la primavera, la descomposición y desintegración de los tejidos del huésped pone en libertad las oosporas, que germinan bajo condiciones favorables, formando un micelio en algunos géneros, mientras que en otros dan lugar a zoosporas.

Escaneado con CamScanner

ASCOMICETOS

Características generales. Los caracteres más significativos de los hongos pertenecientes a esta clase son la formación de micelios septados; la falta de movilidad, la producción de ascas, o sacos, cada uno de ellos con un número determinado de ascosporas, generalmente ocho, y la producción en la mayoría de las especies de un cuerpo fructífero pluricelular. El asca es el resultado de la reproducción sexual, y las ascosporas son meiosporas. Además de ellas, se forman varios tipos de esporas en la reproducción sexual.

El micelio está bien ramificado y dividido por septos en células uni o plurinucleadas. Los septos están generalmente perforados por un pequeño orificio central a través del cual el citoplasma puede fluir de unas células a otras. El micelio puede ser externo o interno, con o sin ramas hifales especiales denominadas haustorios, que penetran en las células vivas. En las levaduras, que son unicelulares, no se produce micelio.

La *reproducción sexual* varía, pero siempre tiene lugar la formación de ascas, que son realmente los cigotos. El estadio de asca se ha denominado ***estadio perfecto.*** Típicamente, las ascas son de forma cilíndrica y las ascosporas se producen dentro de ellas en una o dos hileras (fig. 17-16, *E*, *F*). Con menos frecuencia adoptan formas más o menos globosas y las esporas aparecen desordenadas en su interior (figura 17-16, *B*). A menudo las ascas están dispuestas formando una capa denominada ***himenio*** (fig. 17-17, *B*), pero pueden presentarse aisladas (fig. 17-16, *A*) o mostrar una disposición irregular. En algunas levaduras unicelulares, toda la planta se convierte en asca. La reproducción sexual consta de los siguientes procesos:

1) Copulación de dos gametangios similares, formándose el asca a partir de la célula resultante de la fusión. Tal es el caso de muchas levaduras en las cuales las propias células actúan como gametangios y se copulan.

2) Fusión heterógama de un anteridio con un oogonio (ascogonio) como

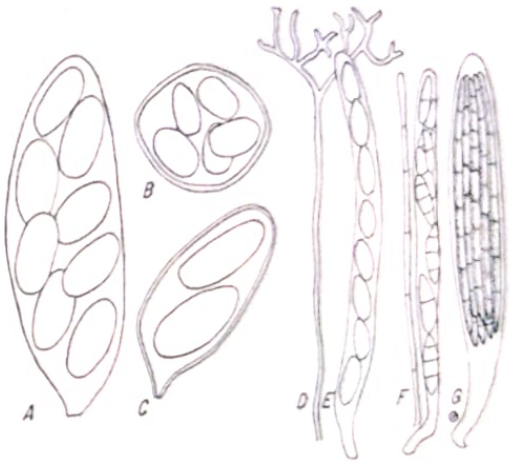


FIG. 17-16. Ascas, parafisos, ascosporas y grupos de esporas en los Ascomicetos. *A-C*, tipos de ascas anchas, *A* con ocho esporas, *B* con cinco, y *C*, con dos, en *Physalospora*, *Podosphaera* y *Phyllactinia*, respectivamente; *D*, parafisos astados de *Propolis faginea*; *E*, asca cilíndrica con ocho esporas de *Propolis faginea* con una sola hilera de esporas; *F*, asca cilíndrica y parafiso cilíndrico tabicado de *Leotia stipitata* con esporas bi o tetracelulares; *G*, asca de *Ophiobolus fulgidus* con ocho esporas pluricelulares alargadas. *(Dibujado por Edna S. Fox.)*

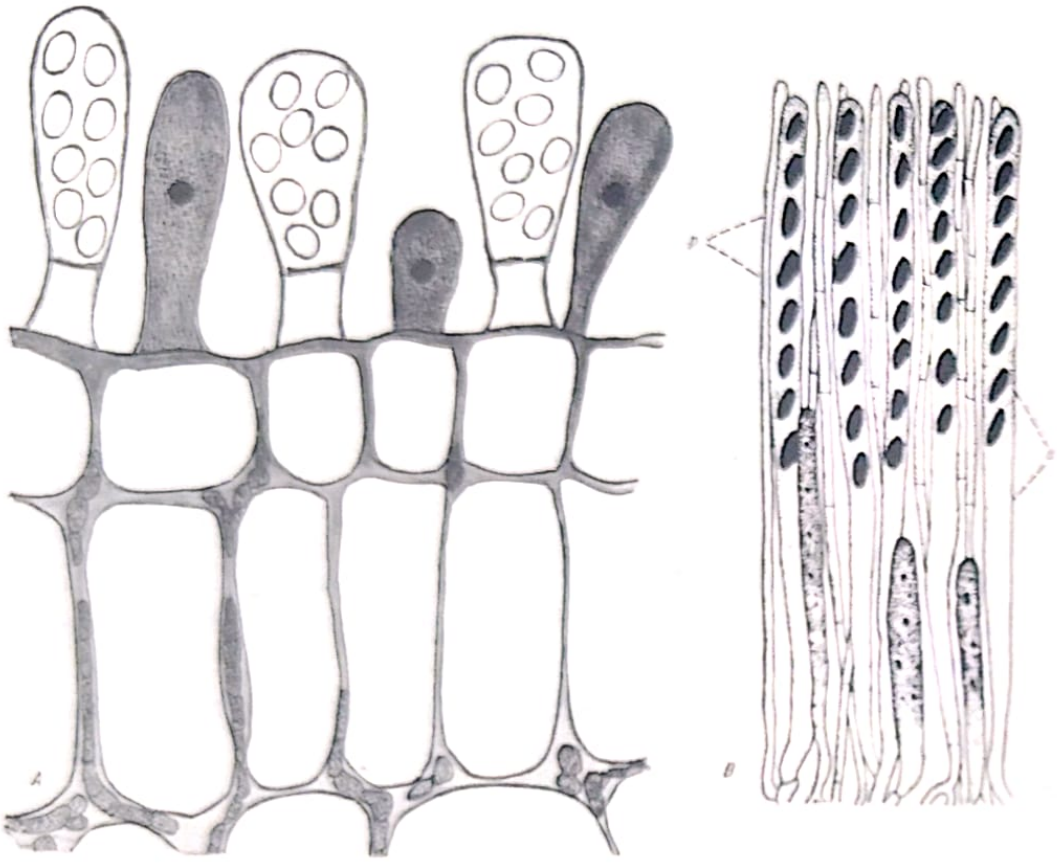


FIG. 17-17. *A*, tres ascas maduras de *Taphrina deformans*, hongo productor del fruncido de la hoja del melocotonero, protrudiendo aisladamente de las células epidérmicas de la hoja, cada asca con ocho pequeñas esporas esféricas; las tres formaciones más oscuras son ascas inmaturas; *B*, ascas y parafisos de *Peziza* erguidos y estrechamente unidos constituyendo una superficie himenial cada asca con ocho esporas; *a*, asca; *p*, parafisos. *(B, Dibujado por Edna S. Fox.)*

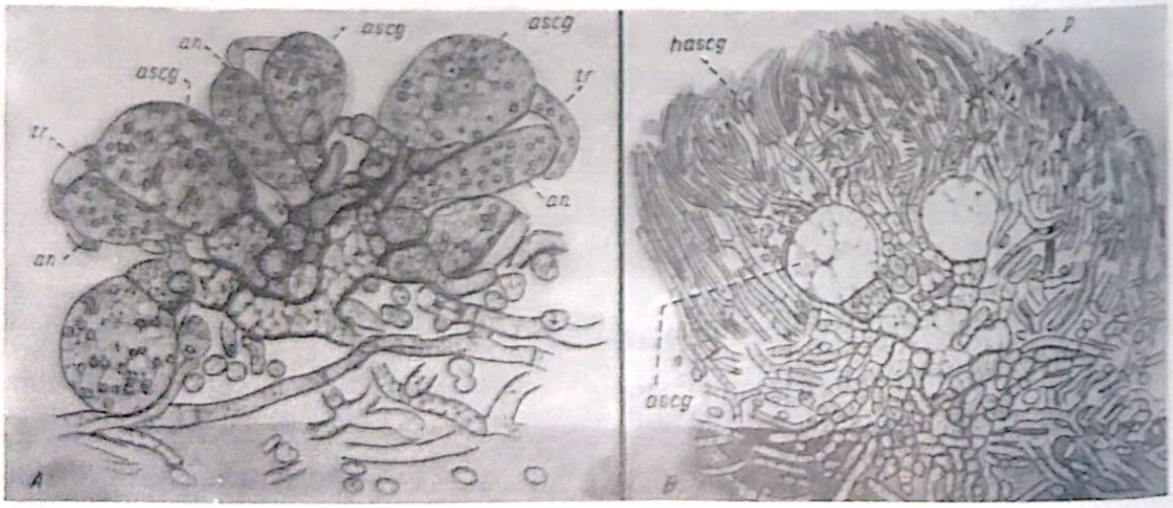


FIG. 17-18. Reproducción sexual de *Pyronema*. *A*, desarrollo de anteridios y oogonios; *an*, anteridio; *ascg*, oogonio o ascogonio; *tr*, tricógino; *B*, desarrollo de hifas ascógenas a partir del oogonio; *hascg*, hifas ascógenas; *p*, parafisos. *(Según Claussen.)*

Escaneado con CamScanner

en *Pyronema confluens*. Los oogonios aparecen formando agrupaciones de hifas erectas (fig. 17-18, *A*). El oogonio individual es al principio plurinucleado y tiene forma de maza, con un tricógino tubular curvado en su extremo. La parte basilar, es decir, el oogonio propiamente dicho, pronto adquiere forma globulosa. Los anteridios plurinucleados se forman en otras hifas, y creciendo hacia arriba, entran en contacto con el tricógino. Se establece una comunicación en el punto de contacto entre ambos por disolución de las respectivas membranas y el contenido del anteridio pasa al interior del oogonio a través del tricógino. Los núcleos masculinos se aparean con los femeninos, pero no se fusionan, originando un ***dicarion***. De la pared del oogonio parten hifas ascógenas y los núcleos apareados emigran hacia su interior. Las hifas ascógenas (fig. 17-18, *B*) se alargan y el dicarion se divide repetidas veces. Finalmente, el extremo binucleado de cada hifa ascógena forma un asca, dentro de la cual se fusionan los núcleos, dando lugar a un solo núcleo diploide. El núcleo resultante de la fusión sufre inmediatamente la meiosis y la mitosis para formar los ocho núcleos haploides para cada una de las ocho ascosporas (fig. 17-19).

Generalmente acostumbra a quedar una cierta cantidad de citoplasma libre después de la formación de las ascosporas, que recibe el nombre de epiplasma.

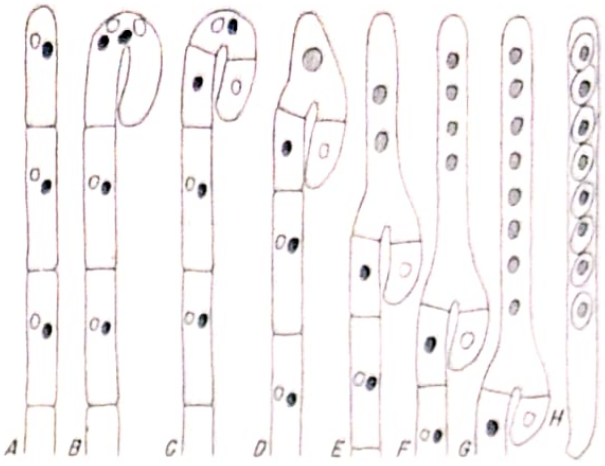


FIG. 17-19. Representación esquemática del modo usual de formación de las ascas. *A*, hifa ascógena con células binucleadas, los núcleos se representan de manera diferente para indicar su diferencia sexual; el extremo de la hifa ascógena se dobla para formar el gancho apical representado en *B*; los dos núcleos de este gancho del asca se dividen formándose cuatro núcleos, como en *B*; en este gancho se forman membranas transversales, formándose una célula terminal uninucleada, una penúltima célula binucleada y una antepenúltima célula uninucleada, como en *C*; los dos núcleos de la célula cupular se fusionan, y esta célula comienza a alargarse hacia arriba, como en *D*; al alargarse, una serie de tres divisiones nucleares determina la aparicion de ocho núcleos, como en *E-G*; después se forman membranas transversales que separan las ocho esporas, como en *H*. *(Dibujado por Edna S. Fox.)*

FIG. 17-20. Peritecios del hongo del parásito del melocotón *(Caryospora pulaminum)*, aumentado para que puedan observarse los ostiolos apicales.

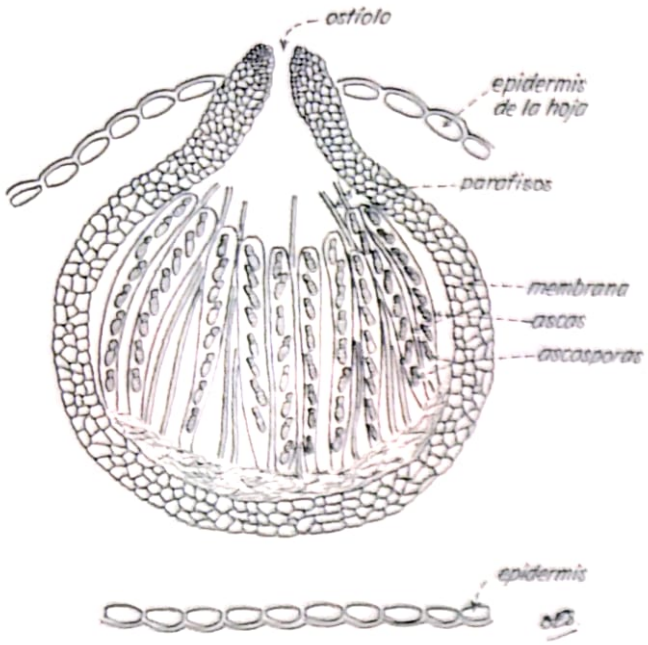


FIG. 17-21. Peritecio del hongo de la costra de la manzana, *Venturia inaequalis*, observado en un corte transversal de una hoja de manzano. *(Dibujado por Otto E. Schultz.)*

3) Espermatización de un oogonio, como en *Neurospora sitophila*. No hay formación de anteridios y en su defecto los núcleos masculinos alcanzan el oogonio mediante espermacios (microconidios) o conidios (macroconidios). Los espermacios son pequeñas células uninucleadas inmóviles producidas por espermatióforos. Los espermacios alcanzan el tricógeno por acción del viento, de la lluvia o de los insectos. Las membranas se rompen después de la fusión y el núcleo espermácico emigra hacia el oogonio para aparejarse con el núcleo oogonial. Los conidios pueden funcionar tambien como espermacios.

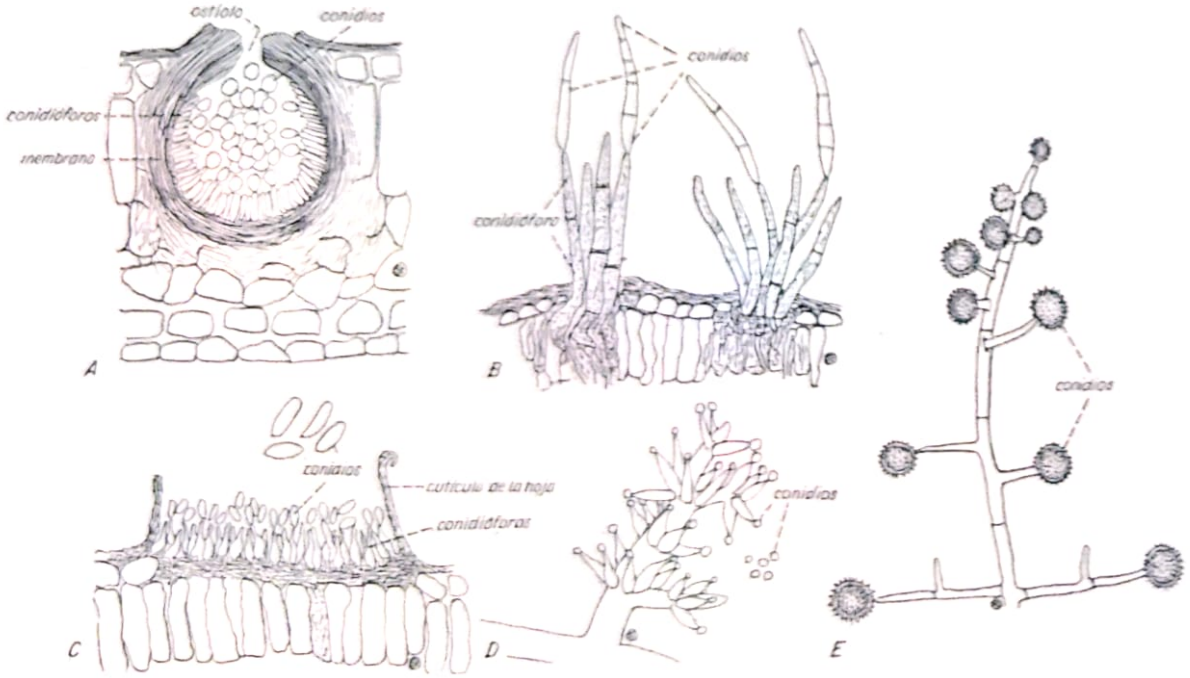


FIG. 17-22. Diferentes tipos de estadios conidiales o imperfectos en los hongos. *A*, picnidio con membrana hifal densa tapizada de conidióforos y productora de conidios globosos que escapan a través de los ostíolos; este picnidio está enterrado en el tejido foliar de su huésped; *B*, conidios septados producidos sobre conidióforos tabicados erectos que salen del tejido de la hoja; *C*, tipo acérvulo de cuerpo fructífero con conidios o conidióforos ordenados en una capa definida situada por debajo de la cutícula de la hoja; *D*, *E*, conidios producidos a intervalos regulares sobre ramas del micelio. *(Dibujado por Edna S. Fox.)*

Escaneado con CamScanner

Las hifas ascógenas y el asca se desarrollan según se indicó anteriormente.

4) No hay formación de gametangios, como ocurre en diferentes especies, una de las cuales es *Helvella elastica*. Las hifas vegetativas se fusionan y los núcleos emigran. Este proceso se denomina ***somatogamia.*** Las hifas ascógenas se originan a partir de ciertas células después de la fusión hifal.

Compatibilidad. En muchos Ascomicetos todos los elementos fusionantes son compatibles y la reproducción sexual se realiza por medio de hifas y ramas procedentes de una sola espora. Sin embargo, existen especies que constan de dos tijos diferentes de compatibilidad, los cuales son autoestériles pero fértiles entre sí. En estas especies un elemento masculino positivo (anteridio o espermacio) puede unirse únicamente con un elemento femenino negativo (oogonio) y un elemento masculino negativo sólo con un elemento femenino positivo. Este fenómeno se denomina heterotalia.

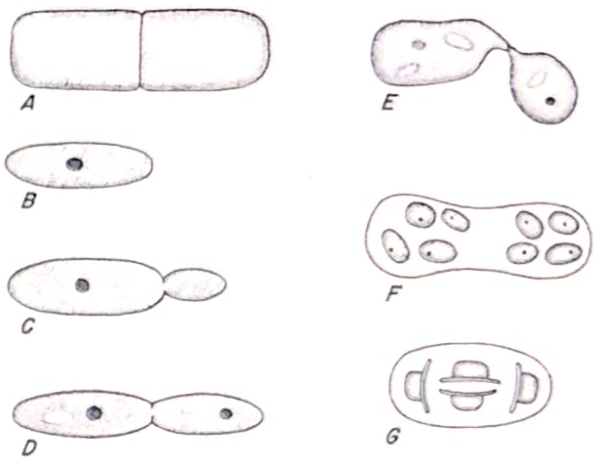


FIG. 17-23. Reproducción asexual y sexual en la levadura. *A*, planta unicelular de levadura (*Saccharomyces* sp.) en el proceso de división en dos células en la reproducción asexual; *B-D*, diferentes estadios en el proceso de la gemación (reproducción asexual) de una célula de levadura (*Saccharomyces* sp.); *E*, conjugación de dos células de levadura (*Saccharomyces octosporus*) en la reproducción sexual; *F*, asca conteniendo ocho ascosporas procedente de la conjugación de dos células de levadura en *E*; *G*, asca con cuatro ascosporas con forma de sombrero de la levadura, *Hansenula anomala*. (*Dibujado por Otto E. Schultz.*)

Las *estructuras fructíferas*, generalmente denominadas ascocarpios, son producidas por muchos Ascomicetos. Los Ascomicetos más sencillos carecen de ascocarpios definidos, y las ascas se originan de manera esparcida y sin protección alguna, como en las levaduras y en *Taphrina* (figura 17-17, *A*). En los Ascomicetos más avanzados, el ascocarpio consta del himenio (ascas y parafisos), junto con hifas protectoras estériles. En el ***apotecio,*** el himenio queda expuesto como revestimiento interior del ascocarpio en forma de copa o cazuela (fig. 17-31). Si el ascocarpio es redondeado o en forma de frasco, con o sin abertura, se denomina ***peritecio*** (figs. 17-20, 17-21). Si un peritecio carece de abertura se denomina a veces ***cleistotecio.*** Algunos ascocarpios no se clasifican fácilmente ni como apotecios ni como peritecios (fig. 17-33).

Las ascosporas son generalmente expulsadas del asca mediante una fuerza interna que las proyecta hacia el aire, siendo diseminadas luego por el viento. En algunas formas apotécicas basta una ligera sacudida o un soplido para que se levante una nube claramente visible constituida por ascosporas. En algunos

Escaneado con CamScanner

Ascomicetos las ascas se disuelven y las ascosporas son expulsadas del ascocarpio como la pasta dentífrica fuera del tubo que la contiene. Estas esporas pegajosas son fácilmente difundidas por los insectos o por la lluvia.

La *reproducción asexual* se realiza por gemación (levaduras) (fig. 17-23, *B-D*) o mediante la formación de conidios. Esta fase se denomina ***estadio imperfecto.*** Los conidios se forman en los extremos de hifas especiales sencillas o ramificadas denominadas conidióforos. Los conidióforos pueden estar distribuidos irregularmente (fig. 17-22, *B, D, E*), agregados en formaciones expuestas, planas o en forma de cazuela (fig. 17-22, *C*), o bien agrupadas en picnidios redondeados con forma de frasco (fig. 17-22, *A*).

Las esporas producidas en esta fase sirven para diseminar al hongo rápidamente a lo largo de la estación vegetativa. Generalmente son de vida corta y germinan produciendo un tubo germinativo que se alarga y ramifica para formar un micelio semejante al producido por las ascosporas al germinar. Las estructuras producidas en el estadio perfecto, especialmente los peritecios, sirven frecuentemente para conservar el hongo durante el invierno. Otros ascomicetos atraviesan el invierno en estado de hifas dentro de la planta huésped o bien como estructuras hifales resistentes, como los ***esclerocios*** (fig. 17-27, *A*).

No se ha realizado ningún intento encaminado a presentar una completa clasificación de esta clase que comprende aproximadamente unas 40 000 especies. Sólo describiremos aquellos grupos de mayor o menor interés biológico, con objeto de indicar los diferentes tipos.

Levaduras (Sacaromicetales). Son hongos unicelulares que se reproducen axesualmente por gemación (fig. 17-23, *B-D*). Después de la conjugación de dos células de levadura (fig. 17-23, *E*), las yemas celulares fusionadas se convierten finalmente en ascas que contienen de una a ocho ascosporas (figura 17-23, *F*). La meiosis se realiza durante la formación de las ascosporas, por lo que el núcleo de las mismas es haploide. Se forman las yemas ascospóricas y muchas células de levadura haploides. Dos de estas células entran en conjugación y sus núcleos se fusionan para formar el cigoto diploide, que puede convertirse en una yema durante algún tiempo, pero la meiosis tiene lugar en la formación de las ascosporas haploides.

Las levaduras son de considerable importancia económica, siendo capaces de fermentar las disoluciones de hidratos de carbono con producción de alcohol etílico y anhídrido carbónico. Por este procedimiento se obtienen los vinos de uvas y bayas, la sidra fermentada de las manzanas y la cerveza a partir de la cebada germinada. No es siempre necesario añadir levadura a las soluciones que contienen los azúcares de frutas, puesto que las levaduras naturales adecuadas se encuentran en la naturaleza sobre las superficies de los frutos. El anhídrido carbónico desprendido en el seno de la masa durante la fermentación hace «subir» el pan al desprenderse. Las levaduras son asimismo importantes como fuentes comerciales de vitaminas.

Escaneado con CamScanner

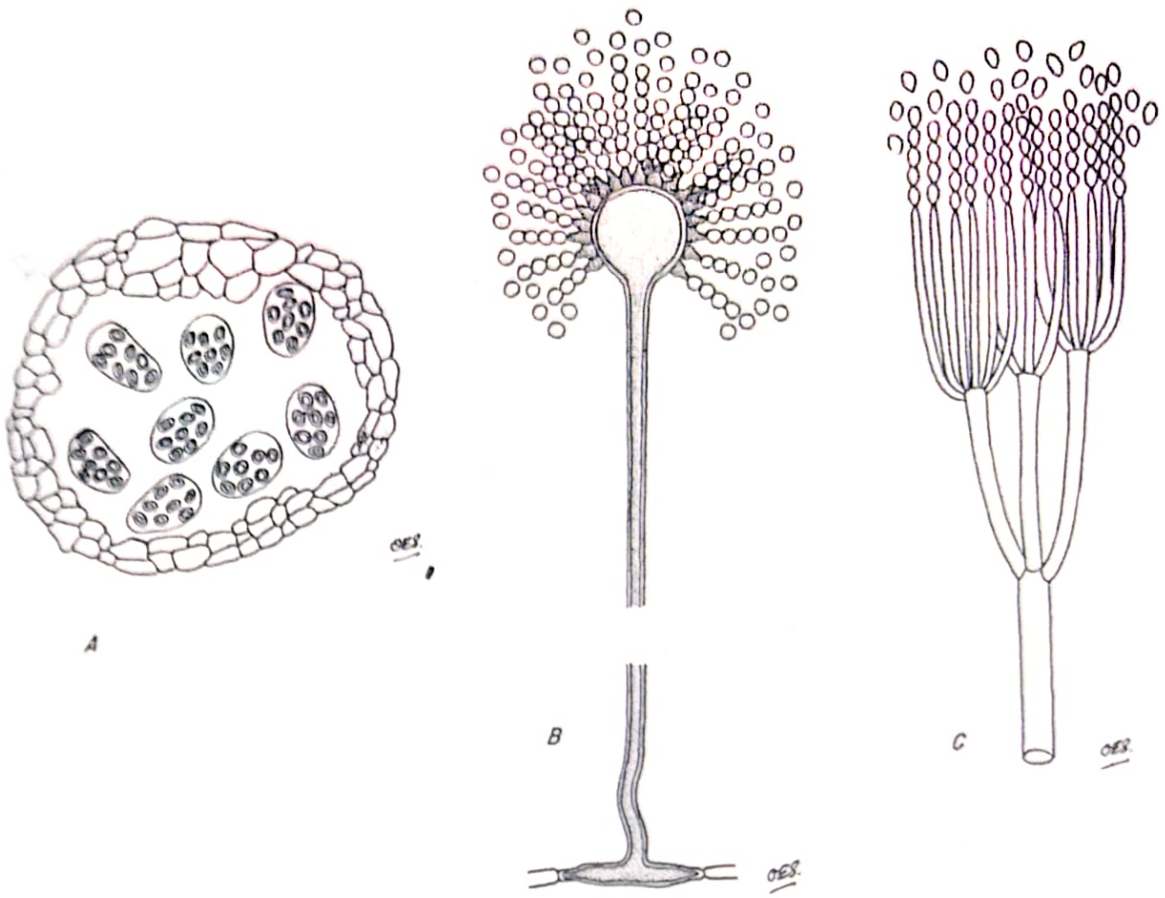


FIG. 17-24. *A*, peritecio de *Aspergillus* sp., con ocho ascas, cada una con ocho ascosporas; *B*, conidióforo de *Aspergillus* sp., mostrando cadenas de conidios que parten de una vesícula globosa situada en el extremo terminal de un conidióforo; *C*, conidióforo en forma de cepillo de *Penicillium* sp., con cadenas de conidios. *(Dibujado por Otto E. Schultz.)*

Taphrina especies (Tafrinales). Son parásitos de las hojas, tallos y frutos de las plantas vivas. Quizás el más importante de estos hongos es el que produce la curvatura de la hoja del melocotonero. Las hojas parasitadas se enrollan más y más, engruesan y retuercen. Las ascas se forman exteriormente constituyendo una capa sin protección sobre la superficie de la hoja (fig. 17-17, *A*). Las ascosporas germinan como las células de las levaduras y, alojadas entre las grietas de la madera o entre las escamas de las yemas, sobreviven durante el invierno. El caldo bordelés y los fungicidas a base de cal y azufre aplicados dos semanas antes de que las yemas comiencen a abrirse, dan buenos resultados.

Mohos azules y verdes (Aspergillales). Constituyen un grupo heterogéneo conocido principalmente por sus representantes de los géneros *Aspergillus* y *Penicillium*, que se desarrollan sobre los frutos cítricos, gelatinas, cuero, papel y en los silos. Varias especies proporcionan el aroma característico de algunas variedades de queso. Algunos causan enfermedades alérgicas. Otros

Escaneado con CamScanner

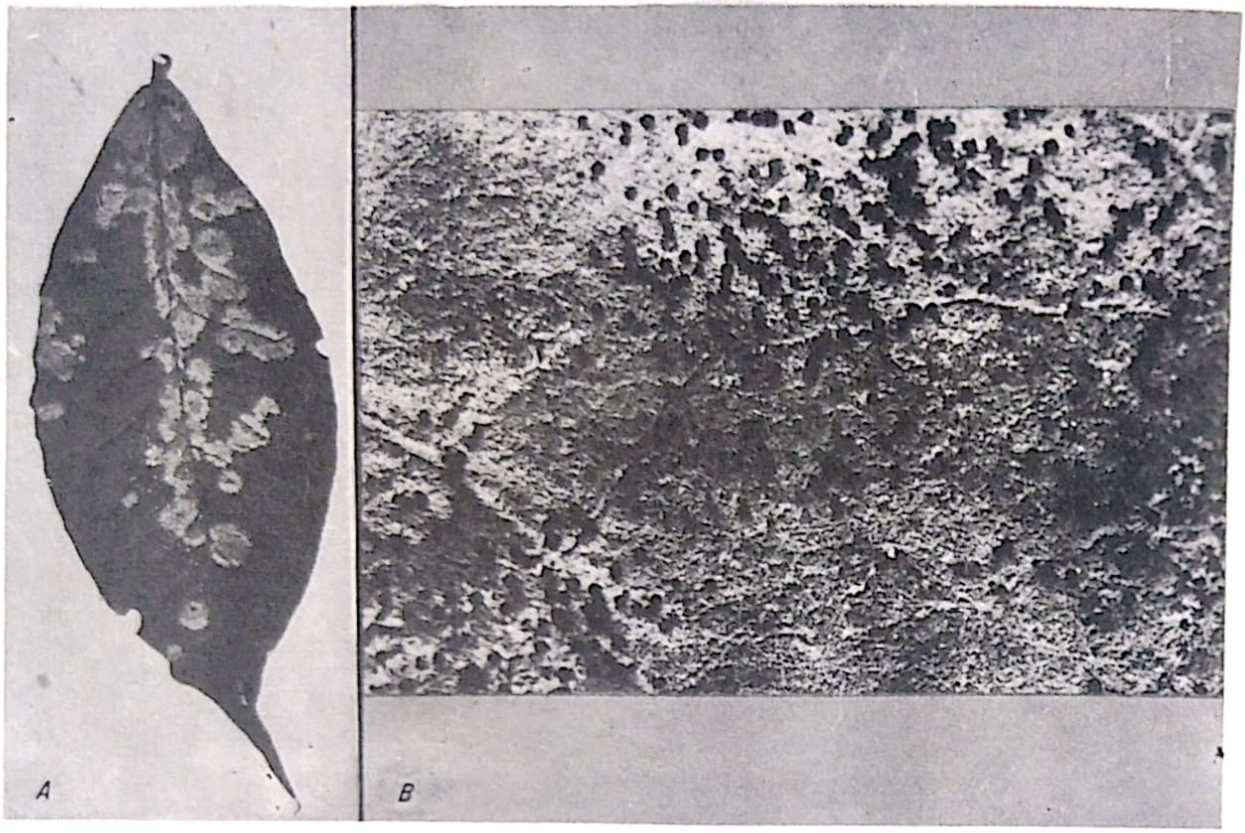


FIG. 17-25. Mildiu pulverulento de *Phlox*. *A*, hoja con manchas de mildiu en su cara superior; *B*, fotografía de una pequeña área infectada de superficie foliar, aumentada para que puedan apreciarse los peritecios globosos de color negro.

se utilizan para la obtención industrial de determinados productos químicos, incluida la fabricación de penicilina. El color que presentan estos mohos es debido a los conidios producidos formando cadenas sobre conidióforos especiales (fig. 17-24, *B*, *C*). Unas pocas especies de las muchas pertenecientes a los géneros *Penici-*

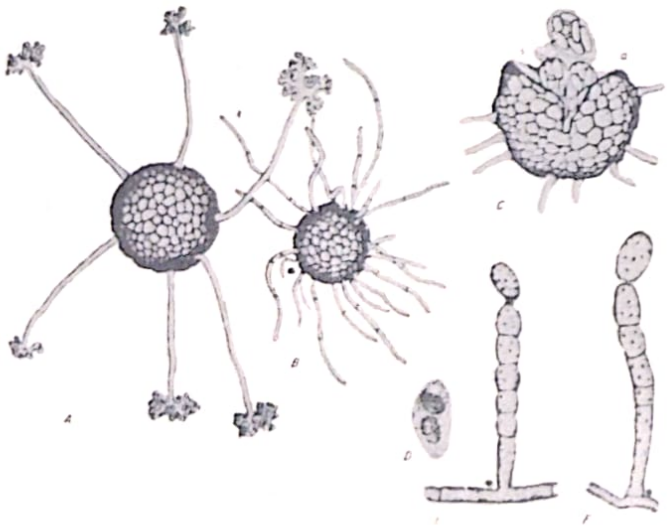


FIG. 17-26. Reproducción en los mildius pulverulentos. *A*, *B*, peritecios de dos especies diferentes de mildius; obsérvense las membranas celulares de los peritecios y los apéndices alargados con sus extremos divididos dicotómicamente en *A*; *C*, peritecio parcialmente abierto, mostrando las ascas contenidas en ellos, *a*, con sus ascosporas, *s*; *D*, una sola asca con dos esporas; *E*, *F*, conodióforos con cadenas de conidios. *(Dibujado por Edna S. Fox.)*

Escaneado con CamScanner

llium y *Aspergillus* forman peritecios de paredes delgadas (figura 17-24, *A*). En muchas especies los peritecios no se han observado nunca, por lo que muchos autores clasifican también a estas especies entre los Fungi Imperfecti.

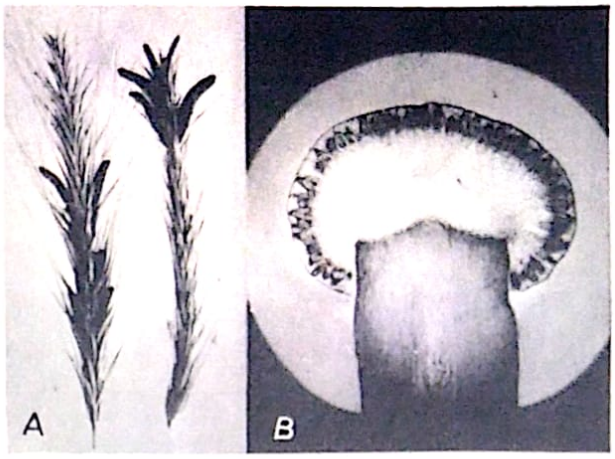


FIG. 17-27. *Claviceps purpurea*. *A*, esclerocios reemplazando a los granos en la espiga del centeno; *B*, microfotografía de una sección vertical a través de las protuberancias pedunculadas que salen de los esclerocios; el círculo de cavidades alargadas hacia la periferia de la cabeza consisten en peritecios que contienen ascas.

Mildius pulverulentos (Erisifales). Son los únicos que desarrollan un micelio en gran parte superficial sobre las hojas, flores y frutos. Todos estos hongos son parásitos obligados y nunca pudieron ser cultivados en medios de cultivo artificiales. Obtienen sus alimentos mediante órganos absorbentes denominados haustorios que introducen en el interior de las células vivas del huésped, generalmente de manera que no les causen la muerte. Durante la estación de desarrollo, los mildius pulverulentos forman un revestimiento gris o blanco sobre las superficies del huésped al que atacan (fig. 17-25, *A*). Su aspecto en ocasiones pulverulento es debido a la formación de gran número de cadenas de conidios (fig. 17-26, *E*, *F*). Estos conidios propagan al hongo de una planta a otra. A fines de verano o en el otoño se forman peritecios sobre el mismo micelio que aparecen como pequeñas manchas apenas visibles a simple vista (fig. 17-25, *B*; 17-26, *A*, *B*). Presentan apéndices hifales de forma peculiar y característica. Las ascas incluidas (figura 17-26, *C*) quedan liberadas a la primavera siguiente cuando se desintegra la membrana del peritecio. Las ascosporas se diseminan en el momento oportuno para invadir el follaje de dicha estación.

El espolvoreo de las plantas infectadas con flor de azufre proporciona buenos resultados para combatir estas enfermedades, algunas de las cuales, como, por ejemplo, el mildiu de la rosa, del manzano y del trigo, son de importancia económica considerable.

Otros Ascomicetos periteciales (Hipocreales y Esferiales). El rasgo característico de los Hipocreales es el color brillante (blanco, amarillo, o rojo) y la consistencia cérea de sus peritecios. Muchos son parásitos sobre otros hongos o sobre insectos, como las pupas de coleópteros. Unos pocos revisten cierta importancia económica.

Las especies de *Claviceps* son parásitas de las Gramíneas, incluyendo el centeno, la cebada y, ocasionalmente, el trigo. El esclerocio duro, negro y cilíndrico, denominado ***cornezuelo***, substituye completamente a los granos de

Escaneado con CamScanner

FIG. 17-28. *A*, «dedos de un hombre muerto», estructura fructífera de *Xylaria polymorpha; B*, enfermedad del nudo negro de la ciruela producida por *Dibotryon morbosum*. *(B, cortesía de R. S. Kirby.)*

la espiga (fig. 17-27, *A*). Estos esclerocios son fases de reposo y a la primavera siguiente originan pequeños abultamientos pedunculados, dentro de los cuales se hallan incluidos numerosos peritecios que producen las esporas dentro de ascas (fig. 17-27, *B*). Las ascosporas infectan los ovarios de las gramíneas, produciendo un micelio que origina un tipo de conidio capaz de propagar el hongo a otros huéspedes. Finalmente, el micelio destruye completamente al ovario for-

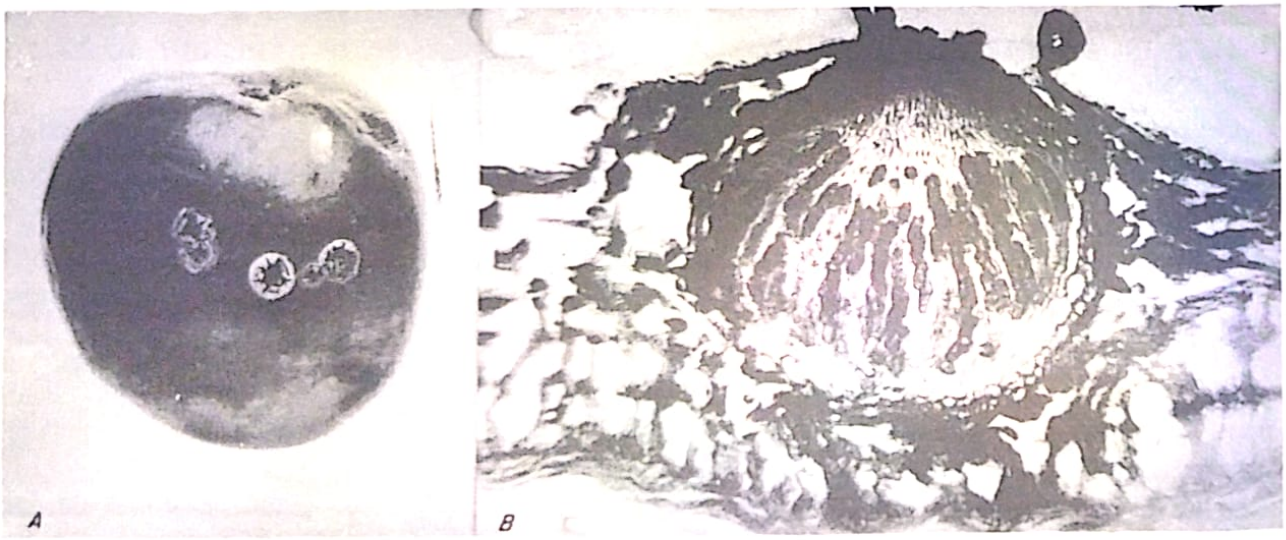


FIG. 17-29. *A*, costra de la manzana producida por *Venturia inaequalis; B*, sección de una hoja de manzano, mostrando un peritecio del hongo con ascas y ascosporas bicelulares.

Escaneado con CamScanner

mando en su lugar el esclerocio. Los esclerocios son venenosos para el ganado produciendo diferentes trastornos y abortos.

Los métodos inadecuados de limpieza del grano han sido causa de la muerte de algunas personas, por ingerir éstas pan elaborado con centeno infectado por cornezuelos. En época tan reciente como en 1951, muchas personas de un pueblecito francés fueron envenenadas de este modo, cinco de las cuales murieron y treinta sufrieron locura temporal con alucinaciones de fuego, demonios y serpientes. Los extractos del cornezuelo se utilizan en Medicina.

FIG. 17-30. Tizón del castaño producido por *Endothia parasitica*.

El orden Esferiales es probablemente el mayor de los Ascomicetos, y sus especies son probablemente las más comunes de todos los miembros de la clase. Se encuentran en muchas estacas muertas en los bosques, así como sobre gran variedad de otras materias vegetales, generalmente con el aspecto de manchas negras o costras, más raras veces como apéndices digitiformes que parten del substrato (fig. 17-28, *A*). La mayoría de ellos producen tanto conidios como ascosporas. Los peritecios son generalmente negros y carbonosos.

Muchas de las especies de este orden causan graves enfermedades vegetales como la marchitez del roble, la podredumbre negra de las uvas, el nudo negro de las cerezas y ciruelas (fig. 17-28, *B*) una mancha foliar de las fresas, el añublo de las ramas del sicomoro, la podredumbre negra y el cancro de las manzanas y la roña del manzano (figura 17-29).

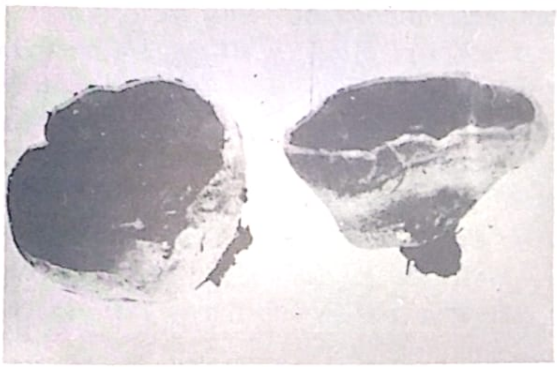


FIG. 17-31. Apotecios en forma de copa del género *Peziza*.

El hongo *Endothia parasitica* causa el añublo del castaño (fig. 17-30). Esta enfermedad, introducida al parecer desde China hacia 1900, ha destruido virtualmente todos los castaños nativos de los Estados Unidos.

El hongo vive parásito en el cambium y en las células vivas de la corteza del árbol.

Escaneado con CamScanner

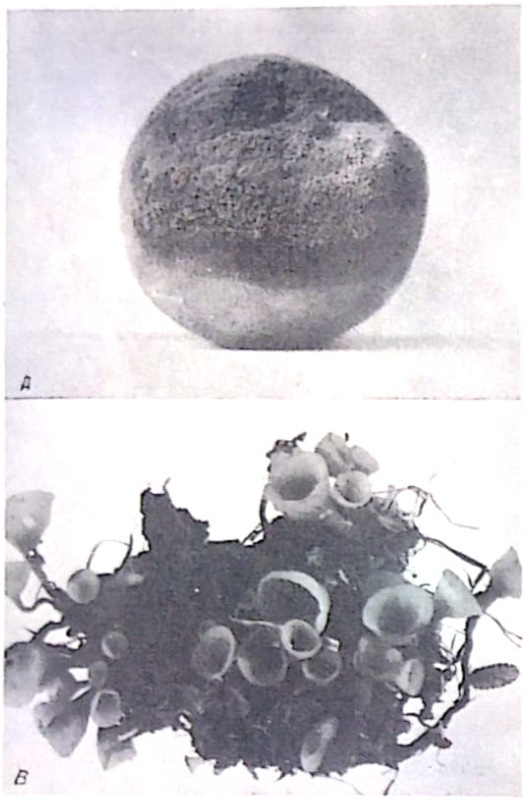


FIG. 17-32. Podredumbre parda del melocotón causada por *Monilinia fructicola; A*, melocotón podrido; *B*, apotecios desarrollados sobre un fruto «momificado».

Hongos cazuela (Pezizales), así denominados debido a que el ascocarpio es un apotecio, de aspecto semejante a un recipiente o copa frecuentemente montado sobre un pedúnculo (fig. 17-31). *Peziza* es un género común con muchas especies saprofitas que viven a expensas de la materia orgánica en descomposición que se encuentra en el suelo. Todos poseen cuerpos fructíferos más bien grandes, que con frecuencia alcanzan unos 10 cm de diámetro y con el aspecto de platillo más bien que de copa. Algunos están brillantemente coloreados. La capa himenial de ascas y los parafisos recubren la cara interior del recipiente. Las ascas son cilíndricas o en forma de maza conteniendo casi siempre ocho esporas.

Unas pocas especies, como *Monilinia fructicola,* son de importancia económica. Este hongo produce la «podredumbre parda» de las cerezas, ciruelas y melocotones (fig. 17-32). Particularmente en las estaciones húmedas, estos frutos, al ser atacados por el hongo, se vuelven de color pardo y blandos, desarrollándose encima de los mismos una excrecencia con aspecto de moho. En ocasiones queda destruido hasta el 50 por ciento de la cosecha.

La podredumbre se desarrolla también sobre los frutos almacenados o en tránsito. Cuando se desarrolla sobre el árbol, se extiende rápidamente mediante conidios producidos sobre los frutos en descomposición. Los melocotones y ciruelas atacados se secan frecuentemente sobre el árbol, y en estas «momias» inverna el hongo. Al llegar la primavera el micelio se desarrolla, sobresaliendo de estos frutos momificados caídos, para producir apotecios (fig. 17-32, *B*), en los cuales se producen las ascosporas que infectarán la cosecha del próximo año. El hongo ataca asimismo a las flores, logrando penetrar en las ramas, donde es perenne y puede formar grandes cancros. Para hacer frente a la enfermedad se recomienda la destrucción de todos los frutos momificados, especialmente porque el micelio que se encuentra en esta fase puede sobrevivir por espacio de varios años.

Muchos de los hongos recipiente intervienen en la formación de líquenes formados por la asociación de un alga con un liquen.

Escaneado con CamScanner

Colmenillas y trufas (Helvellales y Tuberales). Un género perteneciente a las Helvellales, el género *Morchella*, es generalmente bien conocido como hongo comestible con los nombres de «colmenilla» y «hongo esponja». Para el amante de los hongos esta clase de hongos no tiene rival en lo que se refiere a sus virtudes culinarias. El ascocarpio consta de un tallo hueco, portador de una porción superior, algo cónica, ensanchada, esculpida con arrugas y surcos (fig. 17-33), en los cuales se desarrolla el himenio. Estos hongos pueden encontrarse en plantaciones de manzanos viejos aproximadamente en el momento de la floración, a lo largo de las vallas, en suelos arenosos a lo largo de cursos de agua, y a veces en bosques abiertos de robles y nogal americano. En Europa se venden en los mercados de las ciudades durante la estación.

FIG. 17-33. Colmenillas *(Morchella esculenta).*

Los miembros del orden Tuberales son completamente subterráneos y sus ascocarpios se conocen comúnmente con el nombre de trufas, siendo comestibles. Son de forma redondeada, generalmente de color pardo o negro y más bien rugosos en su superficie. Las ascas y las esporas se forman interiormente, el himenio recubre los conductos internos que generalmente se abren al exte-

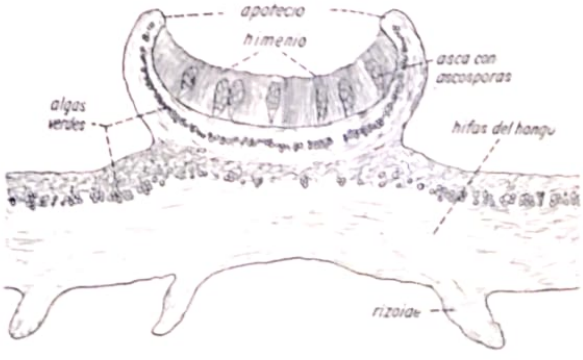


FIG. 17-34. Representación esquemática de una sección transversal de un apotecio del talo de un liquen folioso. *(Dibujado por Ernest Geisweite.)*

FIG. 17-35. *Parmelia* sp., liquen folioso con apotecios sobre una roca.

Escaneado con CamScanner

FIG. 17-36. *Cladonia rangiferina,* junto con una pequeña *Cladonia alpestris,* ambos líquenes fruticosos. *(Fotografía por A. A. Hansen.)*

FIG. 17-37. *Lecidia platycarpa,* liquen crustáceo inseparable de su rocoso substrato, portador de pequeños peritecios de color negro.

rior por medio de uno o más poros. Existen menos de un centenar de especies en este orden, y aproximadamente la mitad de las mismas se agrupan en el género *Tuber*. Por el tamaño varían desde el propio de un guisante hasta unos 10 cm de diámetro, pudiendo alcanzar un peso de cerca de medio kilo. Se desarrollan aparentemente en estrecha asociación con las raíces de ciertos árboles, particularmente robles y castaños, sobre las cuales son probablemente algo parásitos. Los ascocarpios se encuentran inmediatamente por debajo de la superficie del

Escaneado con CamScanner

suelo o bien debajo de hojas. En Francia, España e Italia constituyen un importante artículo comercial. Se recogen generalmente con ayuda de perros o cerdos adiestrados que las localizan mediante el olfato. En Francia se envasan para la exportación. En América se encuentran especialmente en la costa del Pacífico, si bien algunas se han encontrado en el Este. Todas las especies americanas, en número de veinticinco, son de color blanco o amarillento.

Líquenes. Muchas especies de Ascomicetos y unas pocas de Basidiomicetos viven en estrecha asociación con uno o varios géneros de algas verdes o verdeazuladas. Estas plantas compuestas reciben el nombre de Líquenes. Algunos autores consideran a esta asociación como una verdadera simbiosis, en la que ambos componentes resultan beneficiados. Otros, en cambio, consideran a esta relación como un caso de parasitismo, en el que el hongo sería parásito sobre el alga, dado que en algunos casos se observan haustorios del hongo en el interior de las células del alga. Las algas verdes *Protococcus* y *Cystococcus*, y las verdeazuladas *Nostoc*, *Gloeocapsa* y *Rivularia* entran generalmente en estas asociaciones. Tanto las algas como los hongos constituyentes del liquen se reproducen, los hongos ascomicetos mediante la producción de apotecios o peritecios que contienen ascas y ascosporas (figs. 17-34, 17-35, 17-37). Se forman también cuerpos reproductores especiales denominados ***soredios*** constituidos por masas de

FIG. 17-38. Líquenes desarrollados sobre el lado norte de un árbol. *(Fot. por A. A. Hansen.)*

Escaneado con CamScanner

hifas fungosas que contienen células del alga aprisionadas, las cuales se separan y desprenden, continuando su desarrollo en otro lugar.

Atendiendo a su forma se distinguen tres tipos diferentes de líquenes, el tipo ***folioso,*** parecido a una hepática talosa (fig. 17-35), el erecto, ramificado, tipo ***fruticoso*** (fig. 17-36), y el tipo ***crustáceo*** (fig. 17-37), en el cual el cuerpo es una costra muy delgada completamente adnata al substrato.

Los líquenes se encuentran en una gran diversidad de habitats. Muchos de ellos pueden vivir en lugares donde no podría hacerlo ningún otro vegetal, debido a lo cual son generalmente plantas pioneras en las sucesiones de vegetales que se inician en un habitat de rocas desnudas o en un área intensamente quemada. Se encuentran sobre las rocas expuestas (fig. 17-37), sobre los troncos de los árboles (fig. 17-38), sobre viejos maderos y sobre el suelo de los bosques. En los bosques húmedos de regiones cálidas cuelgan generalmente de los árboles en largos festones. Su colonización de las rocas desnudas inicia la destrucción de tales rocas. En las regiones árticas se desarrollan formando masas almohadilladas sobre el suelo y, debido a la falta de competición por parte de otras plantas, son un componente muy importante de la flora, haciendo las veces para algunos animales como el reno, de las gramíneas propias de regiones más meridionales. En reducida extensión son empleados también por el hombre para su alimentación en las regiones árticas.

De los líquenes se han obtenido tintes de diferentes colores pero raras veces en cantidades comerciales. La solución de tornasol se obtiene moliendo el liquen *Roccella tinctoria* y extrayendo la materia colorante, después de lo cual se empapa papel en la solución neutralizada, obteniéndose de este modo el papel de tornasol.

BASIDIOMICETOS

A esta clase pertenecen los hongos más aparentes y más generalmente conocidos, como son las setas, cuescos de lobo, royas y tizones. Todos poseen un rasgo en común: la producción de cuatro basidiosporas externas. Como el asca, el basidio es la célula terminal modificada de una hifa en la cual se fusionan dos núcleos para constituir un núcleo diploide que inmediatamente sufre la meiosis. No se forman órganos sexuales específicos, pero todos ellos se reproducen sexualmente. La conjugación puede realizarse entre hifas ordinarias, entre dos células especiales (picniosporas y oidios) y entre espermacios e hifas receptivas. Algunas especies son heterotálicas, realizándose la conjugación entre cepas positivas y negativas. Otras son homotálicas, realizándose la conjugación entre dos células cualesquiera de dos hifas cualesquiera.

Pueden distinguirse dos subclases de Basidiomicetos: los ***Heterobasidiomicetos,*** que comprenden las royas y tizones parásitos con basidios divididos

Escaneado con CamScanner

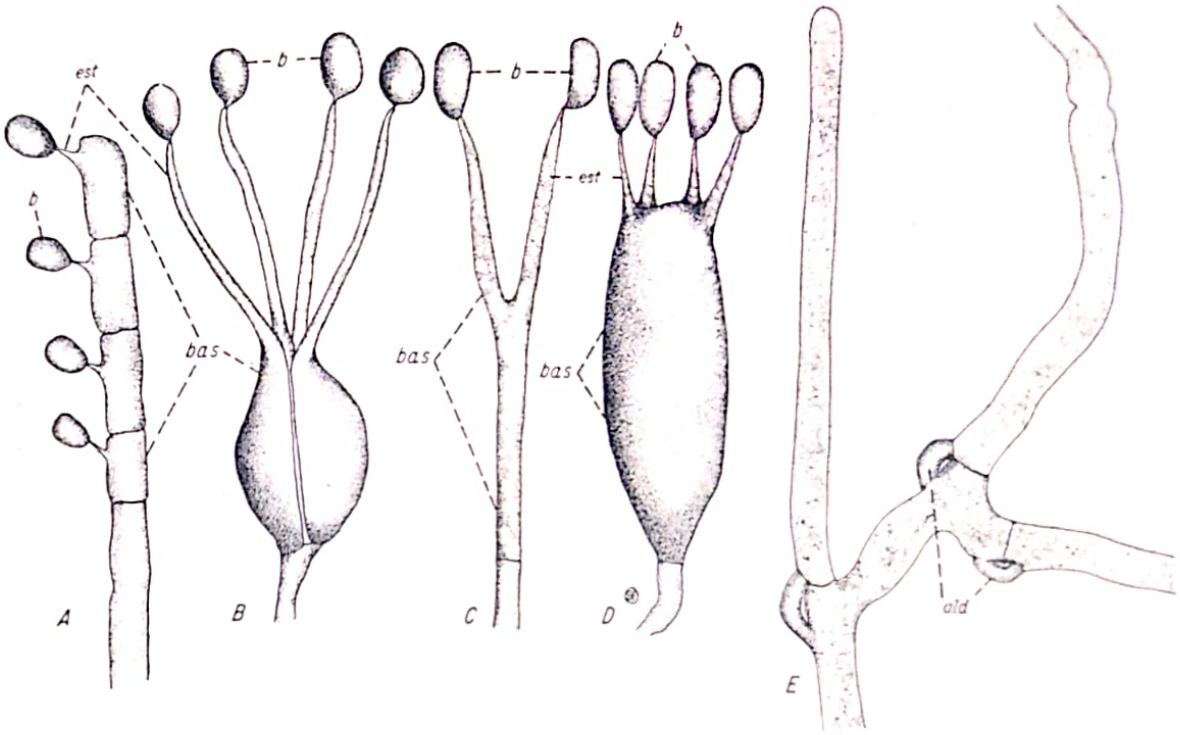


FIG. 17-39. Basidios y micelio de Basidiomicetos. *A-C*, basidios de los Heterobasidiomicetos; *A*, tipo cilíndrico tetracelular; *B*, tipo septado longitudinal; *C*, tipo dividido unicelular con dos esporas; *D*, basidio unicelular tetraspóreo de los Homobasidiomicetos; *E*, micelio con aldabillas, *ald; bas*, basidio; *b*, basidiosporas; *est*, esterigmas.

transversalmente en cuatro células (fig. 17-39, *A*) y los hongos gelatina (figura 17-39, *C*) con basidios bífidos o septados longitudinalmente (fig. 17-39, *B*); y los ***Homobasidiomicetos,*** que incluyen las formas saprofíticas carnosas y leñosas, denominadas generalmente setas, con basidios unicelulares (fig. 17-39, *D*).

HETEROBASIDIOMICETOS

Tizones (Ustilaginales). Los tizones son parásitos de las plantas superiores que producen anualmente pérdidas a las cosechas por valor de muchos millones de dólares. El nombre de tizones obedece a las masas negras, de aspecto de hollín de las ***teliosporas*** (antiguamente denominadas clamidosporas) que producen generalmente en el exterior del huésped al que parasitan. Generalmente no matan por completo a los huéspedes pero disminuyen considerablemente su vitalidad e impiden su normal desarrollo. Basándose en la germinación de las teliosporas se reconocen dos familias (fig. 17-40, *B*, *C*). En resumen, el ciclo vital pasa por las siguientes fases: las teliosporas germinan en primavera, produciendo un basidio, compuesto por una o cuatro células. Dos núcleos se fusionan en la joven teliospora, se realiza la meiosis y las basidiosporas son

Escaneado con CamScanner

uninucleadas y haploides. Las basidiosporas o las hifas procedentes de su germinación se conjugan, pero los núcleos no se fusionan generalmente en este momento. Por consiguiente las células del micelio procedente de la conjugación permanecen dicarióticas hasta las fases iniciales de la formación de las teliosporas, momento en que se fusionan los núcleos. El micelio es intercelular y frecuentemente se forman haustorios.

Según el tiempo y lugar de la infección se distinguen tres tipos de tizones. En el tizón del maíz *(Ustilago zeae)*, los tumores del tizón pueden aparecer localizados en muchas partes del huésped. Son masas pulverulentas de teliosporas negras (fig. 17-41). Las teliosporas maduran en el verano o en el otoño y permanecen durmientes sobre los pedúnculos o en el suelo. Al llegar la pri-

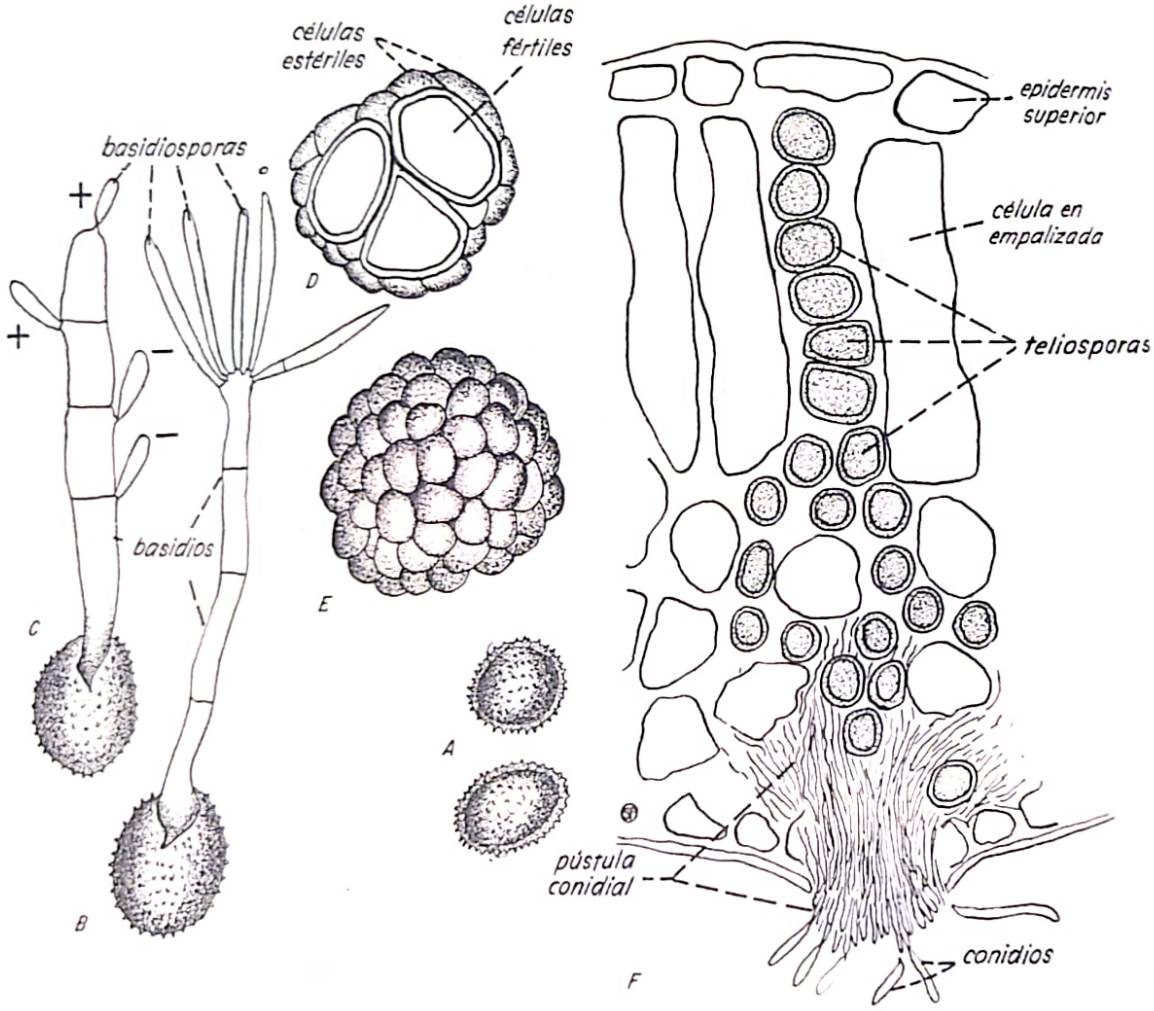


FIG. 17-40. Germinación de las esporas y teliosporas en los hongos tizón. *A*, teliosporas del tizón del maíz; *B*, *C*, germinación de teliosporas y formación de basidios y basidiosporas; *D*, sección a través de una bola del tizón *Urocystis agropyri*, mostrando las tres células fértiles centrales y la capa de células estériles que las rodean; *E*, aspecto superficial de la bola del tizón *Sorosporium everhartii*; *F*, sección transversal de una hoja de *Physalis* infectada por un tizón interno, *Entyloma australe*.

Escaneado con CamScanner

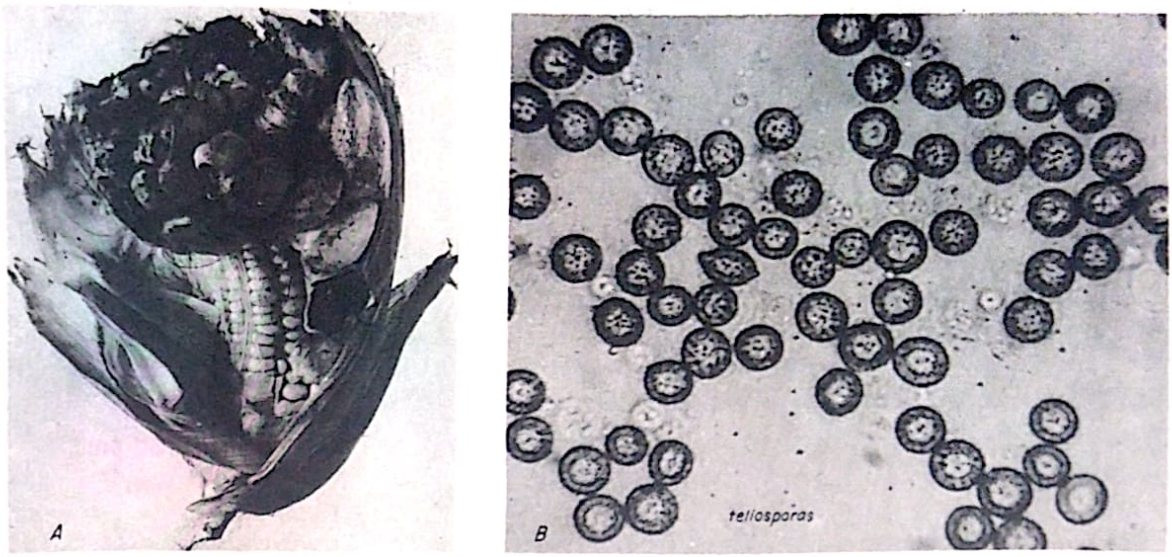


FIG. 17-41. Tizón del maíz. *A*, espiga del maíz con tumores diseminadores de esporas producidos por el tizón; *B*, teliosporas aumentadas.

mavera germinan produciendo muchas basidiosporas, que son arrastradas por el viento. La basidiospora germina formando un tubo germinativo que puede infectar a una parte cualquiera de la planta de maíz. *Ustilago zeae* es heterotálica. De una teliospora se originan dos basidiosporas positivas y dos negativas. El tubo germinativo origina un micelio que es positivo o negativo. Si un micelio positivo se desarrolla en las inmediaciones de otro negativo, tiene lugar la conjugación, pero los núcleos no se fusionan inmediatamente. Después de la conjugación el micelio dicariótico forma una agalla. La mayoría de las células de las hifas de la agalla se convierten en teliosporas.

No se conoce ningún método efectivo y práctico para combatir a esta enfermedad. Puesto que las teliosporas pasan el invierno en el suelo y en el forraje, la rotación de cultivos es importante para prevenir los daños debidos al tizón del maíz.

En el tizón suelto del trigo *(Ustilago tritici)* las teliosporas producidas sobre las espigas enfermas se albergan en las espigas sanas en flor. Aquí germinan (fig. 17-42, *B*); el tubo germinal infecta a los ovarios sin producir basidiosporas. No se advierte ningún signo exterior de la infección, excepto en ocasiones el arrugamiento del grano. El micelio permanece en reposo en la semilla hasta el momento de la siembra. Cuando el embrión de la semilla inicia su desarrollo, el micelio inicia una nueva fase de actividad, desarrollándose en el interior de la plántula a medida que se van formando nuevos tejidos. El parásito hace que las plantas infectadas se desarrollen más rápidamente que las sanas, produciendo antes sus flores. Sin embargo, las espigas en flor se convierten en masas de teliosporas negras. Un método eficiente de combate consiste en sumergir a

Escaneado con CamScanner

FIG. 17-42. *A*, tizón maloliente del trigo: *izquierda*, espiga infectada con sus granos, *derecha*, espiga sana y granos; *B*, tizón suelto del trigo: *izquierda*, dos espigas enfermas, toda la espiga, exceptuando el raquis, ha sido destruida, *derecha*, espiga sana; *C*, tizón suelto de la avena: *izquierda*, espiga sana, *derecha*, espiga enferma; *D*, *E*, microfotografías de teliosporas de los tizones malolientes del trigo (*Tilletia foetens* y *T. tritici*, respectivamente).

las semillas en agua lo suficientemente caliente (de 52° a 54°C por espacio de 10 minutos) para matar al micelio sin perjudicar al embrión.

Los «tizones malolientes» del trigo (*Tilletia foetens* y *Tilletia tritici*) y el tizón suelto de la avena (*Ustilago avenae*) producen teliosporas en los granos afectados (fig. 17-42, *A*, *C*). Las teliosporas se desprenden de las cubiertas de los granos infectados en el tiempo de la cosecha, mezclándose con los granos sanos a los que se adhieren. Las masas de teliosporas huelen a pescado podrido; de aquí su nombre vulgar. En primavera, cuando se siembran los granos sanos, cada una de las teliosporas que han logrado sobrevivir sobre la superficie de los granos almacenados germinan para producir el basidio que produce basidiosporas. Éstas infectan inmediatamente a las plántulas muy jóvenes. El micelio se desarrolla con la planta, invadiendo los nuevos tejidos a medida que se van formando. La infección produce con frecuencia un grave enanismo y la ausencia de floración. Algunas plantas llegan a florecer, pero los tejidos del ovario son reemplazados por hifas que forman grandes cantidades de telios-

Escaneado con CamScanner

poras. En algunos casos los daños producidos en los cultivos de avena alcanzan el 30 por ciento de la cosecha. Prácticamente todas las pérdidas debidas a ambas enfermedades son previsibles salvo en los casos de infección masiva del suelo, ya que es posible tratar las semillas con productos químicos que destruyen las teliosporas del hongo sin afectar al grano de trigo.

Royas (Uredinales). El término de «roya» se ha aplicado a una gran variedad de parásitos obligados de las plantas con semillas y de los helechos, los cuales producen manchas pardas o herrumbrosas sobre las plantas vivas. No obstante, en diferentes estadios de su desarrollo pueden producir colores más brillantes (amarillo, naranja, rojo). Hay una gran variedad de royas, que muestran una amplia gama de ciclos vitales; la mayoría producen teliosporas en las cuales dos núcleos se fusionan y se produce la meiosis con formación de basidios con cuatro basidiosporas haploides. En muchas de ellas se han decubierto factores de compatibilidad (autoesterilidad) o heterotalia, de modo que dos de las basidiosporas constituyen una línea positiva y otra negativa.

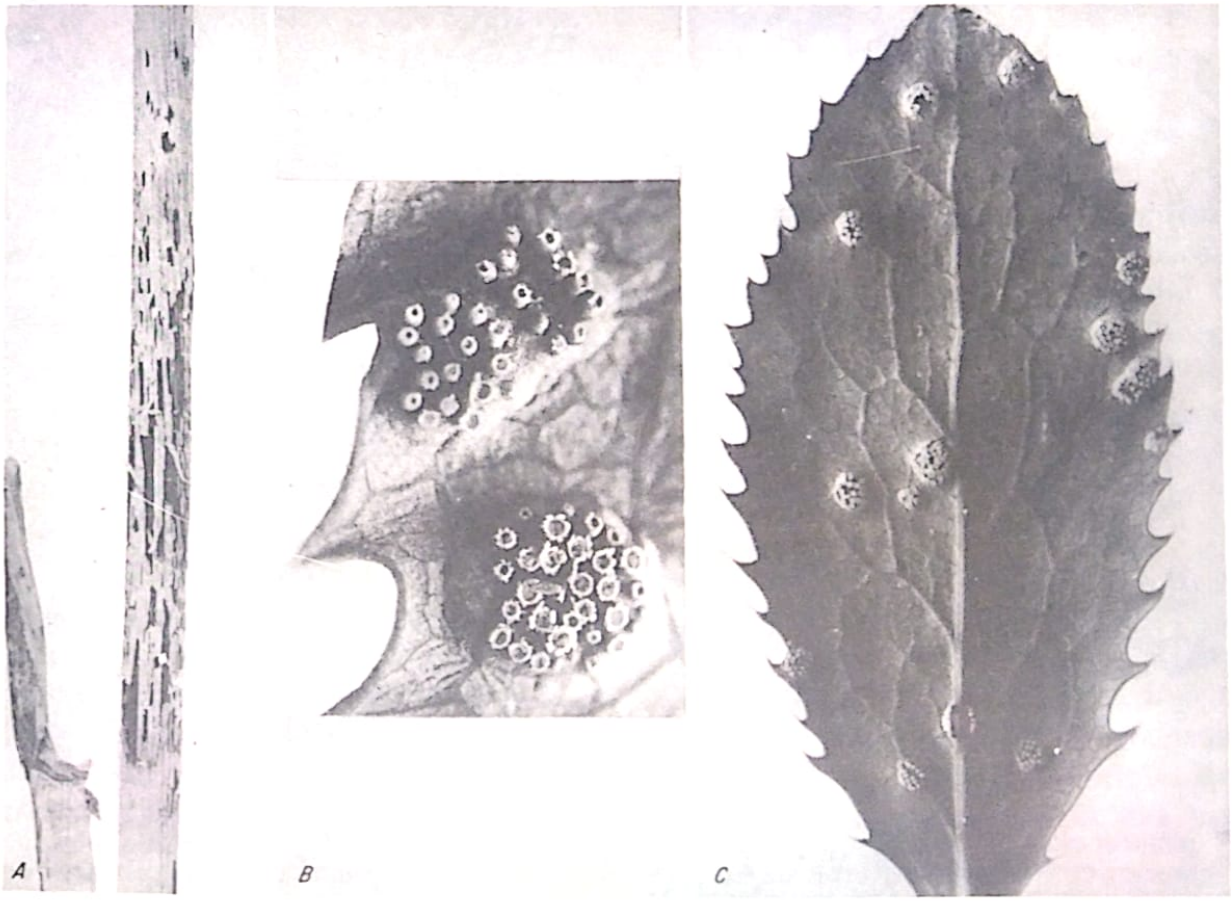


FIG. 17-43. *Puccinia graminis*, roya del tallo negro del trigo. *A*, estadio telial sobre el tallo del trigo; *B*, fotografía aumentada de dos pústulas ecídicas sobre la cara inferior de la hoja del agracejo; *C*, hoja del agracejo aumentada para mostrar las pústulas ecídicas sobre la cara inferior.

Escaneado con CamScanner

Roya del tallo del trigo (Puccinia graminis). Es una de las enfermedades vegetales de mayor importancia económica. Su ausencia en determinados años y abundancia en otros está condicionada en gran medida por ciertos factores ambientales, tales como temperatura y humedad. Esta roya (fig. 17-43) es heteroica, es decir, necesita dos huéspedes diferentes, el agracejo y el trigo, para

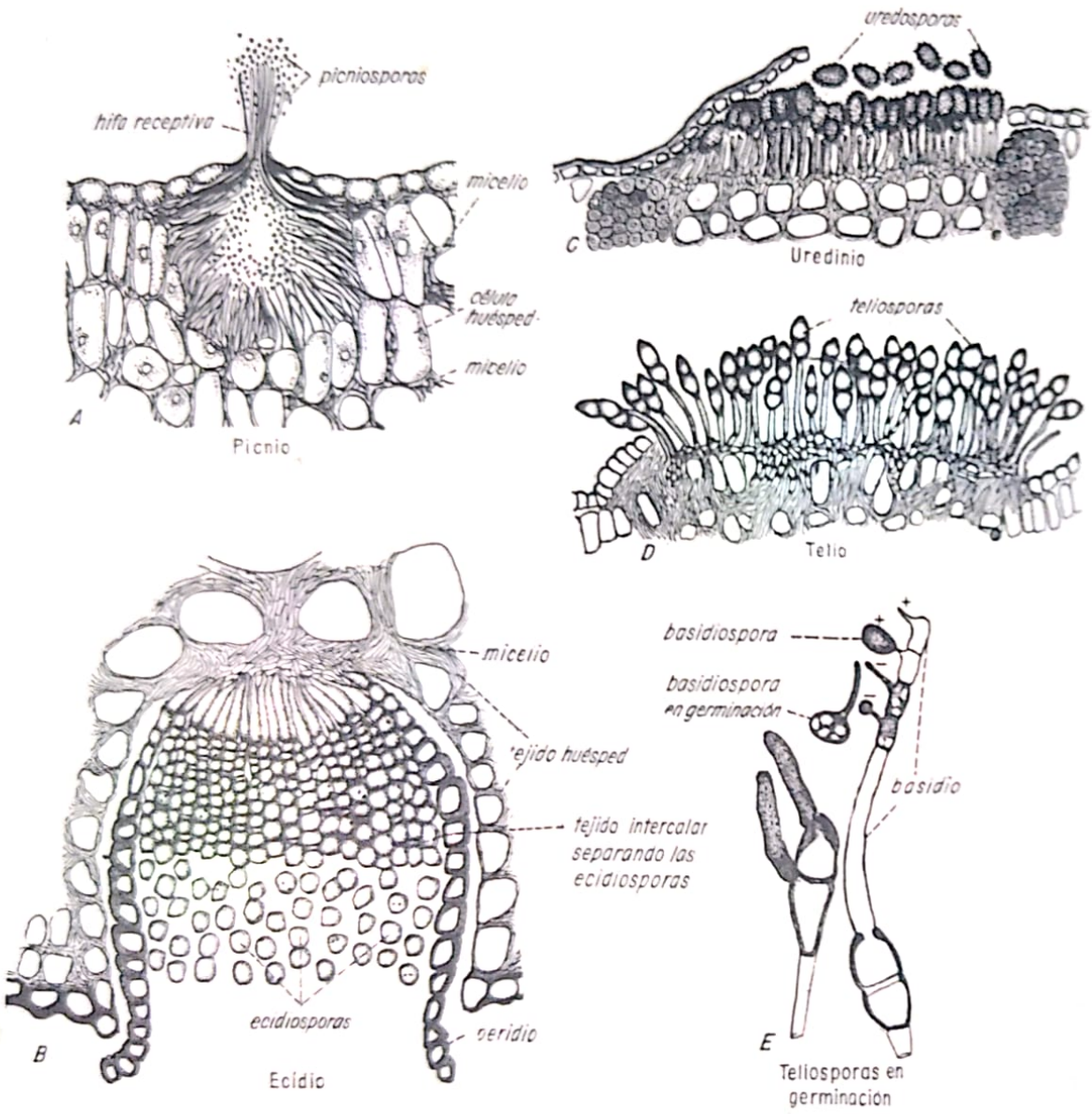


FIG. 17-44. *Puccinia graminis*. *A*, sección transversal de un picnio con hifas receptivas y picniosporas; *B*, sección transversal de un ecidio incluido en el tejido de una hoja de agracejo; *C*, sección transversal de un soro uredínico, con las uredosporas unicelulares de membrana áspera en el extremo de finos pedúnculos que surgen de un complejo micélico subepidérmico; *D*, sección transversal de un soro telial mostrando las teliosporas bicelulares sobre largos pedicelos que surgen de un complejo micélico interno; *E*, teliosporas en germinación: *izquierda*, ambas células de la espora germinando, *derecha*, únicamente la célula apical es la que germina; el tubo germinativo ha quedado transformado en basidio, de cada una de cuyas células se ha formado o se está formando una basidiospora.

Escaneado con CamScanner

completar todo su ciclo vital. En primavera aparecen sobre la cara superior de las hojas del agracejo pequeñas manchas amarillas o rojizas que contienen micelio y picnidios. *Puccinia graminis* es heterotálica, con ***picnios*** positivos y negativos, los cuales contienen ***picniosporas*** (fig. 17-44, *A*). Éstas se desarrollan sobre un micelio que se origina de la germinación de basidiosporas positivas y negativas, respectivamente. Los insectos, atraídos por el olor dulce y el color de las masas de picniosporas que sobresalen de los picnios, transportan las picniosporas pegajosas de un picnidio a las hifas receptivas de otros picnios. Si una picniospora positiva es transportada a una hifa receptiva negativa o viceversa, tiene lugar la fusión y el núcleo de la picniospora se introduce en la hifa receptiva y unos dos días más tarde se forman ***ecidios*** sobre la superficie inferior de la hoja. Los ecidios tienen forma de copa (fig. 17-44, *B*) y encierran cadenas de ***ecidiosporas*** dicarióticas (N + N) de brillante color anaranjado o amarillo. El ecidio se rompe liberando a las ecidiosporas, que son diseminadas por el viento. Aunque producidas sobre el agracejo, las ecidiosporas no pueden infectar a esta planta, sino al trigo. Se ha demostrado que la ***somatogamia*** (fusión) de un micelio positivo con otro negativo puede realizarse dentro de las hojas del agracejo, resultando de ella la formación de ecidios y ecidiosporas.

Los tubos germinativos de las ecidiosporas en germinación se desarrollan a través de los estomas de la planta de trigo, constituyendo un extenso micelio intercelular dicariótico (N + N) ramificado provisto de haustorios. Después de un período de dos semanas, se forma sobre el trigo un tercer soro, el ***uredinio.*** De los extremos de las hifas del uredinio se forman ***uredosporas*** unicelulares (fig. 17-44, *C*), que son dicarióticas (N + N) de color pardo o rojizo, las cuales hacen reventar la epidermis, siendo diseminadas por el viento. En esta fase las esporas extienden la roya a otras plantas de trigo. Las condiciones atmosféricas en este momento determinan o no el desencadenamiento de una grave epidemia. Después de diez días o dos semanas se forma una nueva cosecha de uredosporas. Las uredosporas no son capaces de infectar las plantas de agracejo.

Al cabo de poco tiempo, cesa la ulterior formación de uredosporas y del micelio que las ha estado produciendo, o de micelios originados de uredosporas, se forma una cuarta clase de esporas, las ***teliosporas.*** Estas esporas son bicelulares, de paredes gruesas, y están sostenidas por un tallo o pedúnculo muy aparente (fig. 17-44, *D*), presentando color negro cuando están agrupadas. En este momento la planta del trigo ha alcanzado la madurez, cesando el desarrollo del hongo. Las teliosporas permanecen *in situ* sobre el tallo del trigo en el campo y en este estado atraviesa el hongo el invierno.

Con el retorno del buen tiempo y de las lluvias en abril y mayo las teliosporas inician su germinación. Cada una de las células de la joven teliospora contiene dos núcleos (N + N), los cuales se fusionan para formar un núcleo diploide. Al germinar la teliospora tiene lugar la meiosis, con la formación de

Escaneado con CamScanner

cuatro núcleos haploides, cada uno de los cuales emigra a una ***basidiospora*** (fig. 17-44, *E*). Dos basidiosporas son positivas y las otras dos negativas. Estas esporas son diseminadas por el viento, pero no pueden infectar ninguna planta de trigo. No obstante, si alguna de ellas cae sobre la hoja del agracejo, el tubo germinativo que desarrolla puede penetrar dentro de la hoja y, después de un corto período de crecimiento, el micelio forma los picnidios de la manera ya descrita.

En climas septentrionales, la roya negra del tallo del trigo no puede perpetuarse a sí misma más de una sola estación si le faltan tanto las plantas del agracejo como las del trigo. Por consiguiente, la extirpación de todos los arbustos del agracejo en las inmediaciones de los campos de trigo contribuirá a combatir las pérdidas producidas por la enfermedad. Aparentemente, en ciertas regiones del sur de Texas, los inviernos son lo suficientemente suaves para permitir a las uredosporas atravesar el invierno en condiciones viables y así poder infectar de nuevo a las plantas de trigo al llegar la primavera siguiente. Además, algunas de las uredosporas pueden ser transportadas por el viento hacia regiones situadas más hacia el norte, donde infectan el trigo. No obstante, la extirpación del agracejo sigue siendo conveniente, puesto que no solamente reduce el número de esporas formadas en una región determinada, sino que, además, tiende a limitar la hibridización de la roya y la producción de nuevas razas capaces de infectar a variedades de trigo resistentes a las razas usuales de royas. Se han obtenido nuevas variedades de trigo muy resistentes o inmunes a la roya. No obstante, ocasionalmente, pueden resultar infectadas por el parásito, lo que revela la existencia de ***razas fisiológicas,*** morfológicamente indiferenciadas, pero diferentes en cuanto a su capacidad para infectar diferentes variedades de trigo.

Otra roya de considerable importancia económica es la *Gymnosporangium juniperivirginianae*, que ataca a las hojas y frutos del manzano. Es heteroica, produciendo los picnios y ecidios sobre el manzano (fig. 17-45, *B*) y los telios (no hay producción de uredinios) sobre el cedro rojo o el junípero (fig. 17-45, *A*).

La roya vesicular del pino blanco *(Cronartium ribicola)*, introducida en América desde Europa con anterioridad a 1900, se ha convertido en una importante enfermedad de dicha especie arbórea. Los picnios y ecidios se forman sobre el pino (fig. 17-45, *C*), y los uredinios y telios sobre las hojas del grosellero silvestre y cultivado (fig. 17-45, *D*, *E*). El método de combate consiste en la extirpación del grosellero y de la uva espín de las proximidades de las plantaciones o bosques de pino blanco.

Muchas otras royas son de considerable importancia económica. Todos nuestros cereales pueden estar afectados por una o varias de dichas enfermedades. Éstas atacan las plantaciones de forrajes como el trébol y la alfalfa; los árboles frutales como el manzano, el peral, el melocotonero y el membrillero; plantas ornamentales como el clavel, la malva real, las rosas y los crisantemos. Las

Escaneado con CamScanner

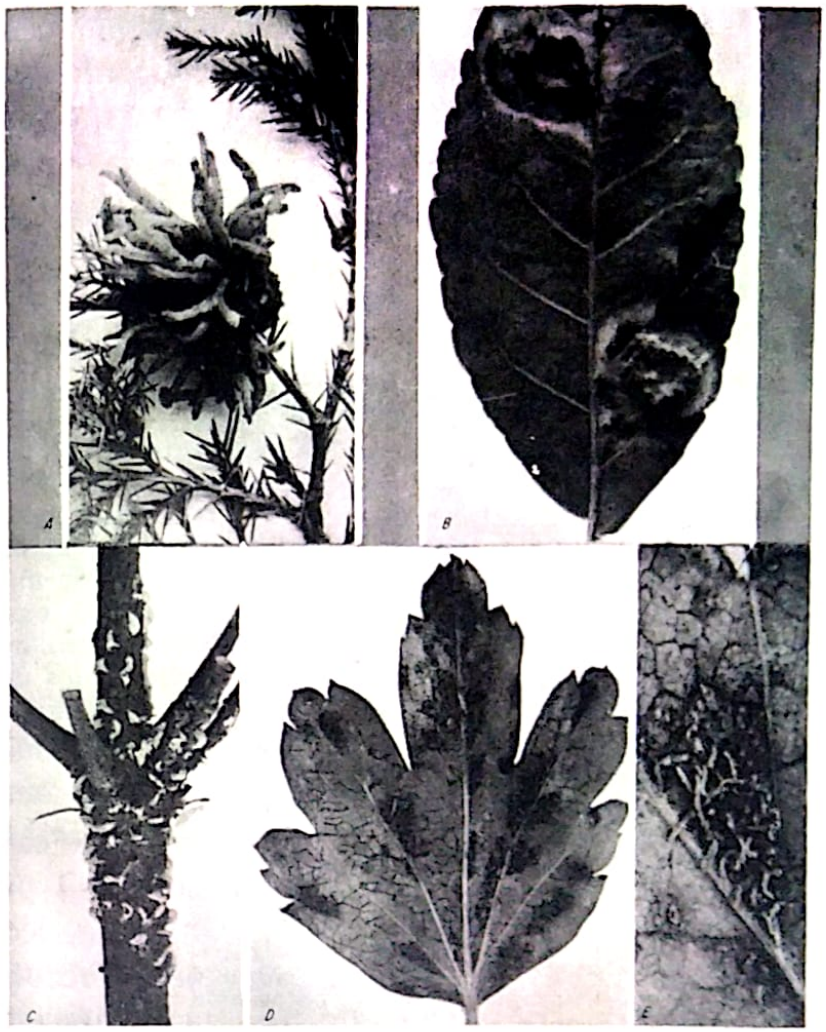


FIG. 17-45. *A*, *B*, roya de la manzana del cedro; *A*, una «manzana de cedro» sobre el enebro; este es su aspecto en abril o mayo, cuando los cuernos teliales portadores de teliosporas están bien desarrollados; *B*, hoja del manzano vista por debajo, mostrando el estadio acídico; *C-E*, roya vesicular del pino blanco; *C*, estadio ecídico sobre el tallo principal del retoño del pino blanco; las pústulas vesiculares anaranjadas son un carácter muy visible de la enfermedad del pino blanco, en mayo; *D*, estadio telial sobre la cara inferior de la hoja del grosellero; las columnas teliales parecen pelos pardos, como puede comprobarse en la fotografía aumentada en *E*.

judías y los espárragos son atacados en los huertos; en los bosques lo son los sauces, álamos, pinos, abetos y abetos del Canadá.

HOMOBASIDIOMICETOS

Esta subclase comprende hongos tan comunes como las setas y los cuescos de lobo. Poseen cuerpos fructíferos muy aparentes ***(basidiocarpios)*** con basidios que no se forman directamente como tubos germinativos a partir de esporas, como en los tizones y las royas, sino que son células terminales de un extenso micelio. En este aspecto, el basidio corresponde al asca de los ascomicetos, pero produce, en cambio, sus esporas al exterior en vez de hacerlo en el interior. Además, no presentan una variedad tan grande de esporas como en la subclase anterior, siendo la basidiospora el único tipo de esporas formadas en la mayoría de los casos. Los basidios están agrupados usualmente en una capa himenial definida (fig. 17-46, *A*). Son unicelulares, produciendo generalmente cuatro basidiosporas sobre otros tantos tallos cortos situados en el ápice del basidio, los ***esterigmas.***

Escaneado con CamScanner

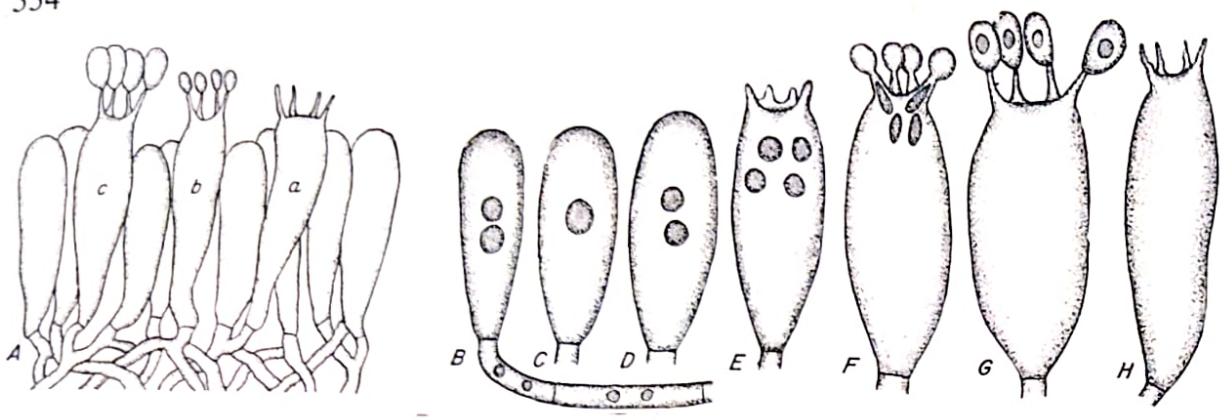


FIG. 17-46. *A*, pequeño fragmento de una capa himénica; el basidio *a* ha madurado y soltado sus esporas, conservando los cuatro esterigmas finos; el basidio *b* tiene sus esporas inmaturas; el basidio *c* presenta cuatro esporas a punto de ser descargadas; las formaciones ligeramente menores entre los basidios maduros son basidios inmaturos que podrán o no producir esporas; *B*, basidio binucleado joven sobre el extremo de una hifa; *C*, basidio en el que se han fusionado dos núcleos; *D*, *E*, meiosis en el joven basidio; *D*, basidio nuevamente binucleado debido a la división meiótica del núcleo resultante de la fusión; *E*, basidio tetranucleado mostrando el comienzo del desarrollo de los esterigmas; *F*, basidio con las esporas formándose en los esterigmas y comienzos de la migración nuclear a través de los esterigmas; *G*, basidio con las esporas casi maduras; *H*, basidio que ha descargado ya sus esporas.

El micelio de estos hongos casi uniformemente saprófitos está ampliamente difundido, por lo general, dentro del substrato, siendo perenne en muchos casos. Frecuentemente presenta estructuras características y peculiares denominadas aldabillas en las membranas transversales (fig. 17-39, *E*).

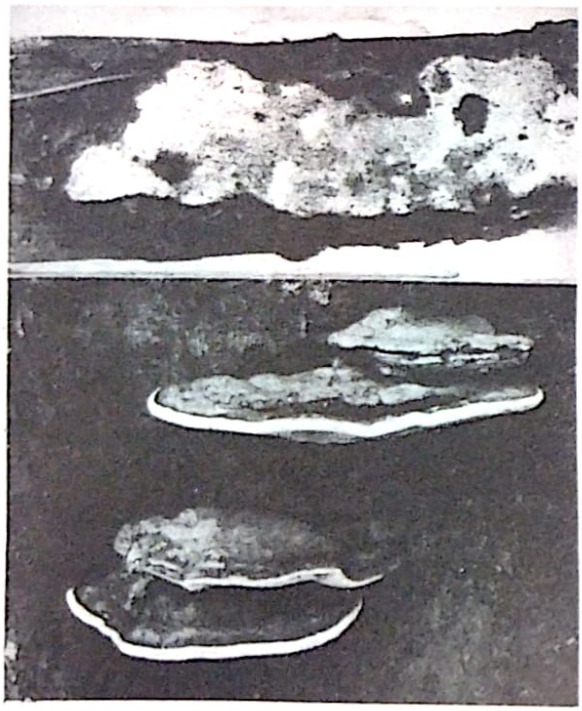


FIG. 17-47. Esporóforos (basidiocarpos) de Homobasidiomicetos. *A*, *Poria albobrunnea*, tipo que yace plano sobre el substrato y tiene una superficie himenial lisa; *B*, *Fomes applanatus*, esporóforo en forma de estante sobre una rama muerta de haya.

El micelio formado por la germinación de una espora produce finalmente un esporóforo con esporas, y aparentemente el ciclo vital no ofrece mayor complicación en la mayoría de los casos. Los esporóforos se inician con la acumulación del micelio en puntos determinados próximos a la superficie del substrato. Esta masa adquiere finalmente una forma definida y emerge en la superficie, donde se desarrolla, dando lugar al cuerpo fructífero característico de la especie.

El tipo más sencillo de esporóforo es de forma aplanada o de almohadón (fig. 17-47, *A*), en el que el micelio puede recubrir toda la superficie libre del

Escaneado con CamScanner

esporóforo. Otros tipos comprenden el esporóforo en forma de repisa con el himenio limitado a la superficie inferior (fig. 17-47, *B*), el tipo de sombrerillo sostenido por un tallo (fig. 17-48) y el tipo característico de los cuescos de lobo (fig. 17-52), en el cual las esporas permanecen completamente recubiertas hasta que el tejido envolvente se destruye, quedando ellas en libertad.

Sexualidad. En ninguna especie de este grupo se encuentran órganos sexuales definidos; a pesar de lo cual presentan el equivalente de un proceso sexual. Las células del micelio, que procede de la germinación de una espora, acaban finalmente siendo binucleadas. Aparentemente, en ocasiones, ello se realiza a consecuencia de la fusión de dos células de hifas adyacentes, pero existen algunas variaciones de este método. Como resultado, la célula terminal de una hifa, igual que la célula terminal de las hifas ascógenas de los ascomicetos y como la teliospora de las royas, es binucleada. Esta célula terminal (fig. 17-46, *B*) se convierte en basidio. En el joven basidio se fusionan los dos núcleos (figura 17-46, *C*). Este núcleo procedente de la fusión se divide luego dos veces (meiosis) para formar cuatro núcleos haploides (fig. 17-46, *D*, *E*). En el extremo del basidio surgen cuatro (generalmente) diminutos procesos tubiformes, los jóvenes esterigmas, y se forma una pequeña dilatación (fig. 17-46, *E*, *F*) en el extremo de cada uno de ellos. Al interior de cada una de estas dilataciones pasa, a través del esterigma vacío, una pequeña cantidad de citoplasma, junto con uno de los núcleos del basidio (fig. 17-46, *F*, *G*). Estas dilataciones terminales de los esterigmas se convierten en esporas.

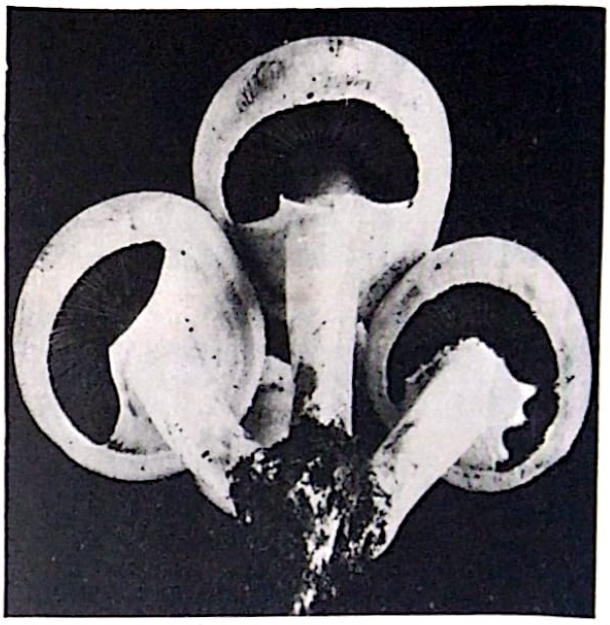


FIG. 17-48. Tipo de esporóforo de sombrerillo (*Agaricus campestris*, el hongo común del comercio). Obsérvese el tallo (estirpe) y el sombrerillo (pileus) con laminillas en su cara inferior y el velo bien desarrollado desprendiéndose del borde del sombrerillo y permaneciendo sobre el tallo formando el anillo.

Diferentes tipos de Homobasidiomicetos. Los miembros de la familia Agaricaceae, que comprende las setas comunes, constituyen los miembros mejor conocidos del grupo. El basidiocarpio consta generalmente de un tallo o ***estipe***, y de un sombrerillo (el ***píleo)*** (figuras 17-48, 17-49), con los basidios recubriendo las superficies planas o ***laminillas*** de la cara inferior del sombrerillo. El color de las laminillas varía según las especies debido a la diversa coloración de las esporas. En ocasiones las laminillas permanecen recubiertas durante algun

Escaneado con CamScanner

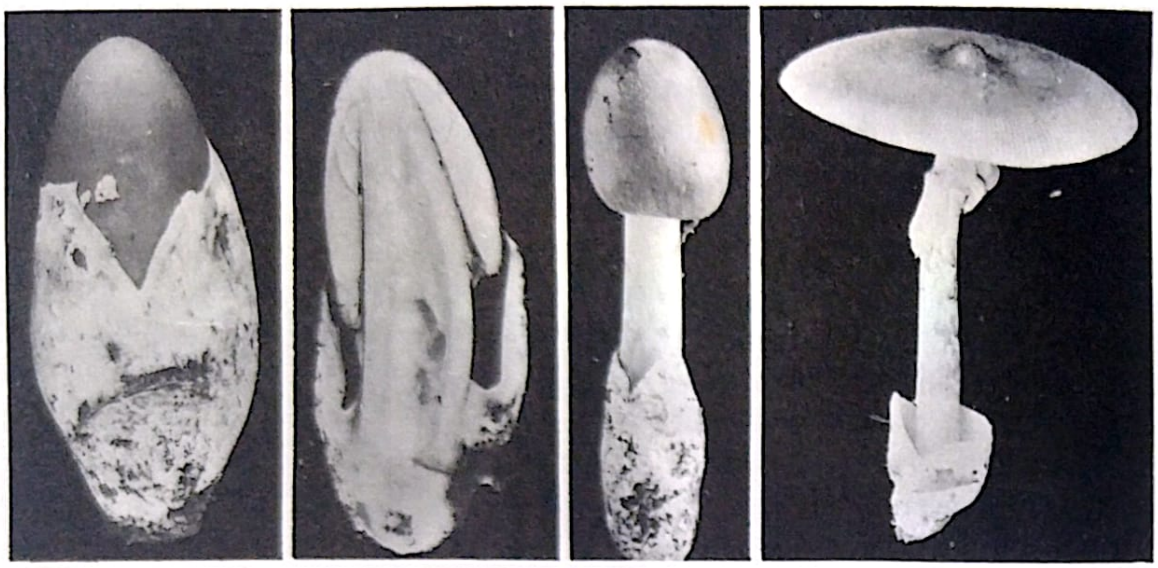


FIG. 17-49. Diferentes estadios del desarrollo del basidiocarpio del hongo del César (*Amanita caesaria*), uno de los hongos con laminillas más bonitos y uno de los escasos miembros comestibles del género *Amanita*. El estipe, pileus, laminillas y anillo son de color naranja, mientras que la volva abierta en forma de saco que se encuentra en la base es blanca. Aun cuando su excelente sabor ha venido siendo alabado desde la época de los Césares, debe tenerse buen cuidado de no confundirlo con el venenoso agárico de las moscas (*Amanita muscaria*) y con otras amanitas igualmente venenosas.

tiempo por un velo, antes de que las esporas hayan alcanzado su madurez (fig. 17-48). Este velo se rompe al aumentar de tamaño el basidiocarpio y puede permanecer sobre el estirpe formando una membrana aparente, o ***anillo*** (figura 17-48). Además, en ocasiones existe un velo que recubre por completo al basidiocarpio durante los primeros momentos de su desarrollo. Este velo se rasga generalmente, permitiendo de este modo la salida del basidiocarpio, y permaneciendo en la base del estirpe, constituyendo una a modo de copa

FIG. 17-50. Basidiocarpios con forma de estante o repisa. Cierto número de basidiocarpios del hongo *Polyporus tsugi* sobresaliendo del tronco muerto de un abeto del Canadá. *(Fotografía por W. A. Campbell.)*

Escaneado con CamScanner

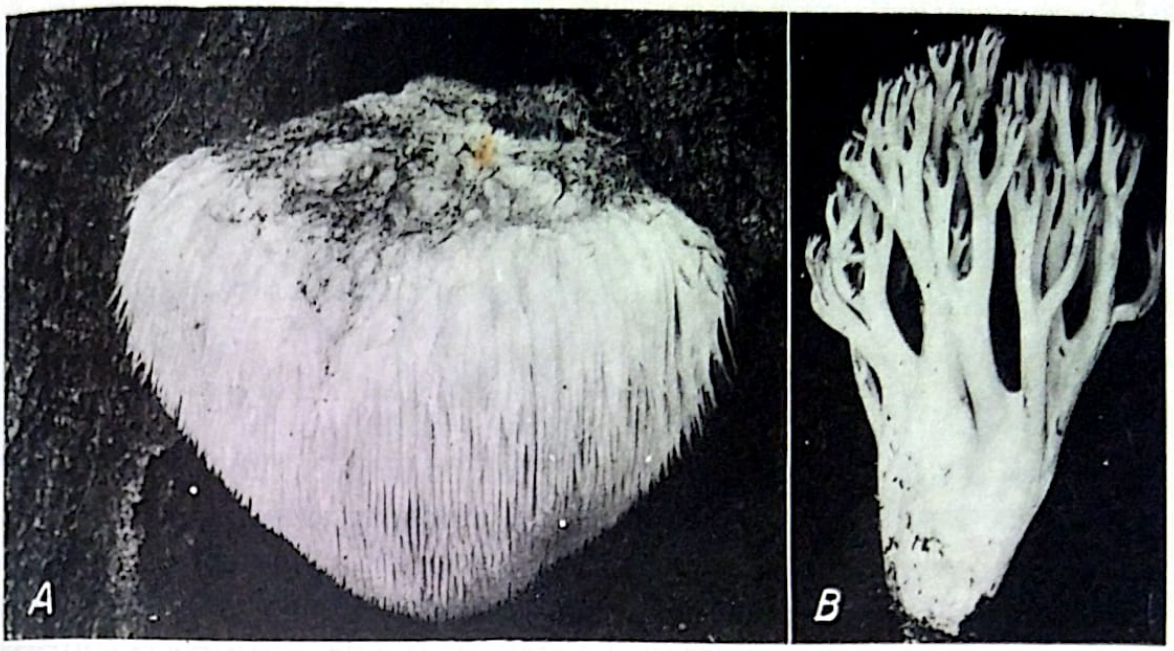


FIG. 17-51. *A*, *Hydnum erinaceum*, uno de los hongos dentados en los que el himenio recubre los dientes proyectados hacia abajo. *B*, *Clavaria* sp., representante de los hongos coral.

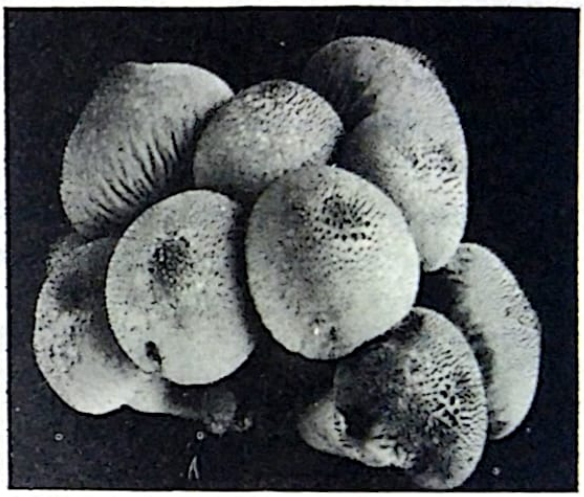
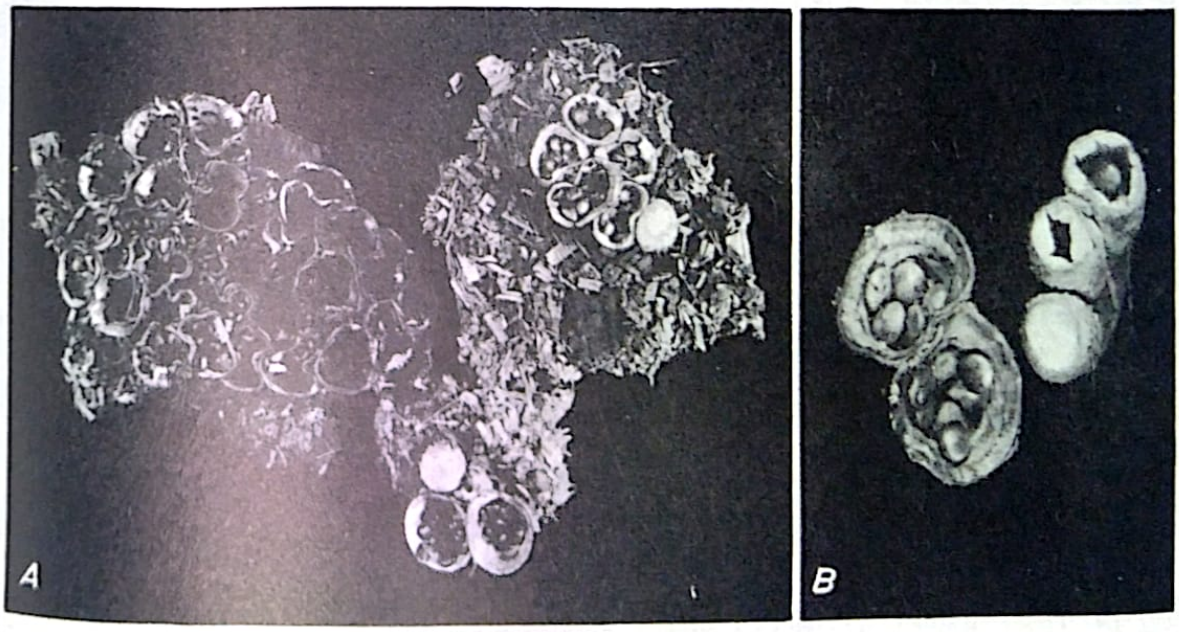


FIG. 17-52. Grupo de cuescos de lobo *(Lycoperdon gemmatum).*

FIG. 17-53. Hongo nido de pájaro. *A*, *Cyanthus stirecoreus; B*, *Cyanthus vernicosus*, aumentado.



Escaneado con CamScanner

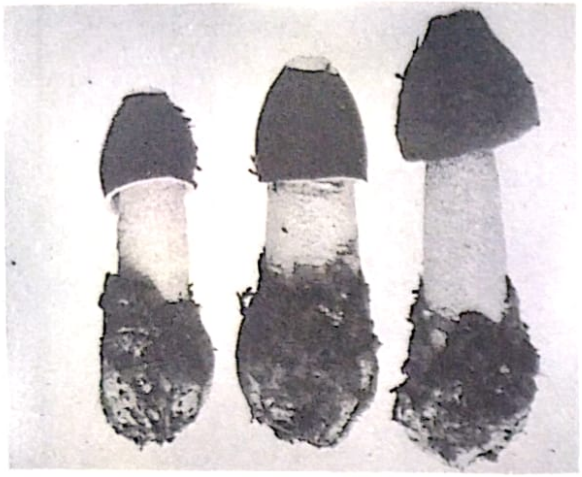


FIG. 17-54. *Phallus ravenelii.*

denominada ***volva*** (fig. 17-49). En la región oriental de los Estados Unidos se conocen varios centenares de especies pertenecientes a este grupo, entre las cuales las venenosas no llegan a 25. La mayoría de especies venenosas pertenecen al género *Amanita*.

Otro grupo (familia Polyporaceae) comprende a los hongos estante (figura 17-50), en los cuales los basidios tapizan numerosos tubos que se abren hacia abajo en una capa lisa situada en la superficie inferior del estante. Algunos de los pertenecientes a este grupo son comestibles y otros venenosos. La mayoría son de consistencia correosa o leñosa. La importancia principal de este grupo radica en su capacidad destructora de la madera.

En los hongos dentados (familia Hydnaceae) el himenio recubre las superficies de los dientes o espinas proyectadas hacia abajo (fig. 17-51, *A*). Los hongos coral (familia Clavariaceae) poseen frecuentemente bonitos y delicados cuerpos fructíferos (fig. 17-51, *B*). En los cuescos de lobo (fig. 17-52) las esporas permanecen retenidas en el interior hasta que alcanzan por completo su ma-

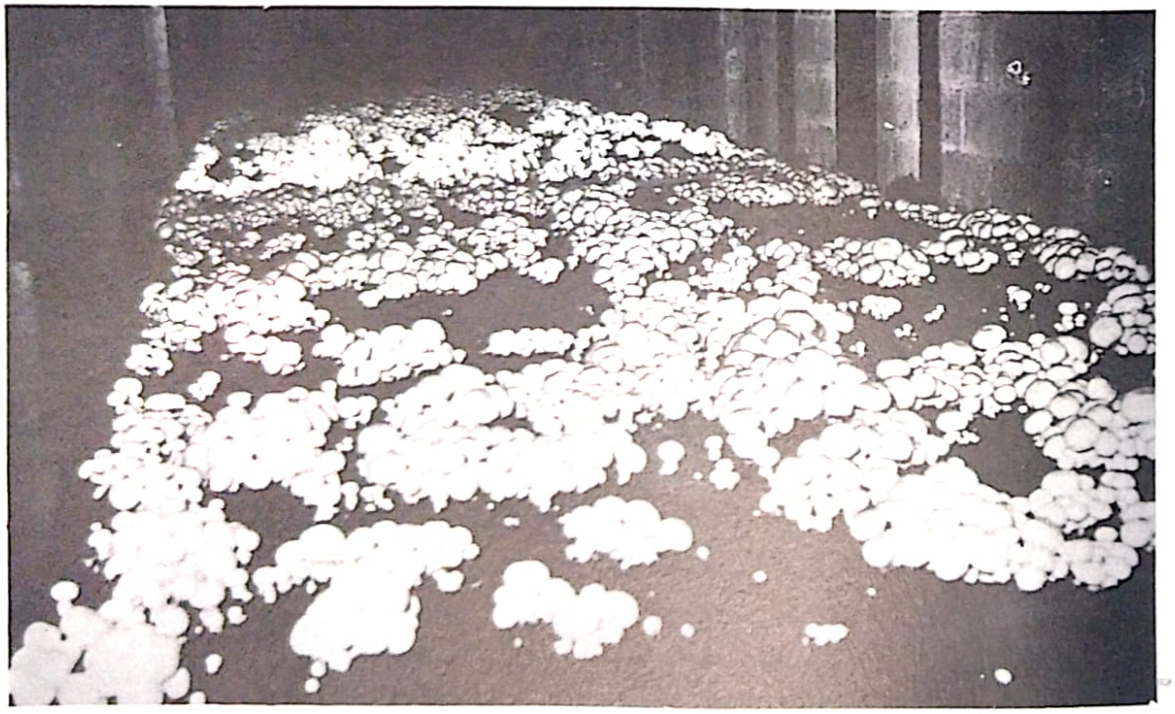


FIG. 17-55. Cultivo comercial de setas. *(Fotografía cortesía de Leon Kneebone.)*

Escaneado con CamScanner

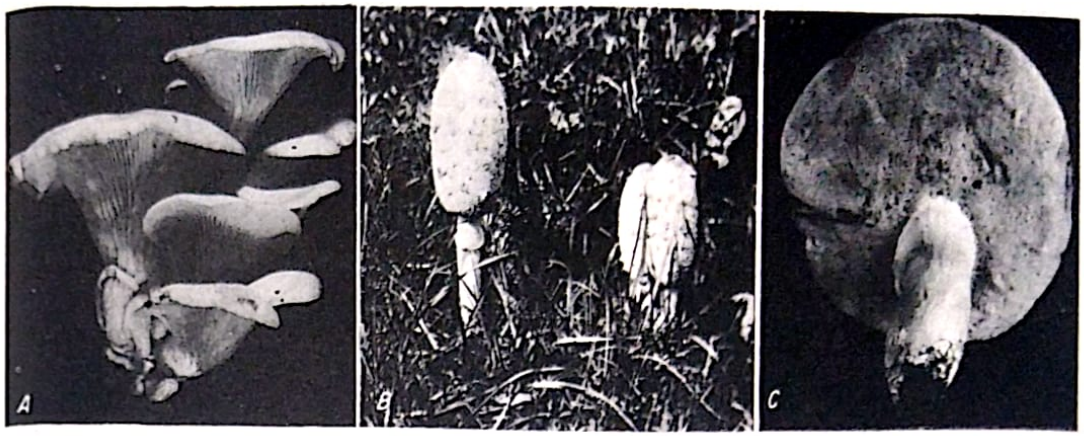


FIG. 17-56. Hongos comestibles. *A*, *Pleurotus ostreatus*, el agárico ostra, con laminillas y esporas blancas; crece sobre los troncos y las ramas de los árboles; *B*, *Coprinus comatus*, el apreciado hongo «peludo» que crece en los prados y otros lugares herbáceos; *C*, *Boletus edulis*, uno de los poliporáceos que se encuentra en el suelo de los bosques claros.

durez, momento en que son expulsadas en forma de polvo fino. Una especie, el cuesco de lobo gigante, puede alcanzar en ocasiones un diámetro superior a los 50 cm. Todos ellos son comestibles cuando jóvenes.

El basidiocarpio del hongo nido de pájaro presenta forma de copa, en cuyo interior se encuentran varios cuerpos pequeños en forma de huevos, los cuales contienen las esporas (fig. 17-53). En los hongos del género *Phallus* el basidiocarpio es típicamente un cuerpo cilíndrico, en cuyo ápice se forman las esporas (fig. 17-54). Estos hongos se reconocen fácilmente por sus formas raras y por sus olores peculiares y desagradables.

FIG. 17-57. Hongos venenosos. *A*, *Amanita muscaria*, el agárico de las moscas, con el sombrerillo de color naranja o amarillo, manchado con escamas blancas, y cuyas laminillas son amarillentas; el tallo y la volva son blancos; *B*, *Clitocybe illudens*, «hongo linterna», así llamado por la intensa luminiscencia que produce durante la noche; todas sus partes son de color naranja o amarillo azafranado; *C*, *Panaeolus retirugis*, hongo pequeño, oscuro, gris ahumado a blanco con esporas negras que se encuentra comúnmente en los prados.

Escaneado con CamScanner

Importancia económica. Las setas han sido empleadas por el hombre desde tiempos remotos para su alimentación, pero hasta el siglo XVII no comenzaron a cultivarse, y aún con escasa intensidad. Los primeros cultivos de setas se realizaron en Francia, y pronto se establecieron cultivos en otros países europeos. En los Estados Unidos no se cultivaron antes de la última parte del siglo XIX, y el método de cultivo permaneció secreto por espacio de mucho tiempo. Actualmente se producen en muchos lugares en todo el mundo. Se cultivan en cuevas, bodegas e invernaderos, pero especialmente en casas construidas con este propósito. La producción anual sólo en los Estados Unidos es aproximadamente de 38 millones y medio de kilogramos, con un valor global de cerca de los 25 millones de dólares. Se venden frescos o en conserva y con ellos se preparan sopas, salsas y otros productos alimenticios.

En los Estados Unidos, *Agaricus campestris* (fig. 17-55) y quizás otras tres especies próximas, son prácticamente las únicas que se cultivan y venden. *A. campestris* se encuentra también como especie silvestre. Existen más de 500 especies silvestres comestibles (fig. 17-56) entre las que se encuentran en la región oriental de los Estados Unidos. A veces dentro de la misma familia, y aun del mismo género, se encuentran especies comestibles y venenosas (figura 17-57), no existiendo ninguna prueba sencilla que pueda utilizarse para determinar si son o no venenosos. La única manera de distinguirlos es aprender a reconocer bien las diferentes especies de la misma manera a como se reconocen las otras plantas. En los mercados de las grandes ciudades europeas se venden hasta 50 ó 60 especies diferentes de hongos silvestres durante la estación, lo que revela un conocimiento más extenso e íntimo de estos vegetales.

Diversas especies de *Psilocybe* (fig. 17-58), género de la familia Agaricaceae, producen alucinaciones al ser ingeridas. Son consideradas por este motivo como

FIG. 17-58. El hongo sagrado mejicano *(Psilocybe cubensis). (Fotografía por R. S. Beese, cortesía de Leon Kneebone.)*

Escaneado con CamScanner

FIG. 17-59. Los hongos y la descomposición de la madera. *A*, tronco de roble con la albura completamente descompuesta. *B*, tronco de fresno con la medula completamente descompuesta. El basidiocarpo del hongo aparece sobre la cara superior del bloque.

especies sagradas por los nativos del sur de Méjico, empleándose en el transcurso de ceremonias secretas.

Aun cuando la mayoría de los miembros de los Homobasidiomicetos son saprofitos, algunos de ellos producen enfermedades a los árboles y la descomposición de la madera. Muchas especies se desarrollan en el corazón de los troncos de árboles vivos (fig. 17-59, *B*) destruyendo los tejidos y haciendo inaprovechable la madera. Cuando los troncos se conservan secos o cuando se tratan con alguna substancia conservadora como la creosota o el alquitrán, los hongos no pueden vivir. Sin embargo, estos hongos que descomponen la madera deben ser considerados también como beneficiosos para el hombre. Si no fuese por ellos, los árboles y arbustos que mueren y caen en los bosques se acumularían hasta que éstos fuesen impenetrables. Al propio tiempo, la descomposición añade continuamente nuevos elementos minerales y substancias orgánicas al suelo y CO_2 a la atmósfera.

HONGOS IMPERFECTOS (DEUTEROMICETOS)

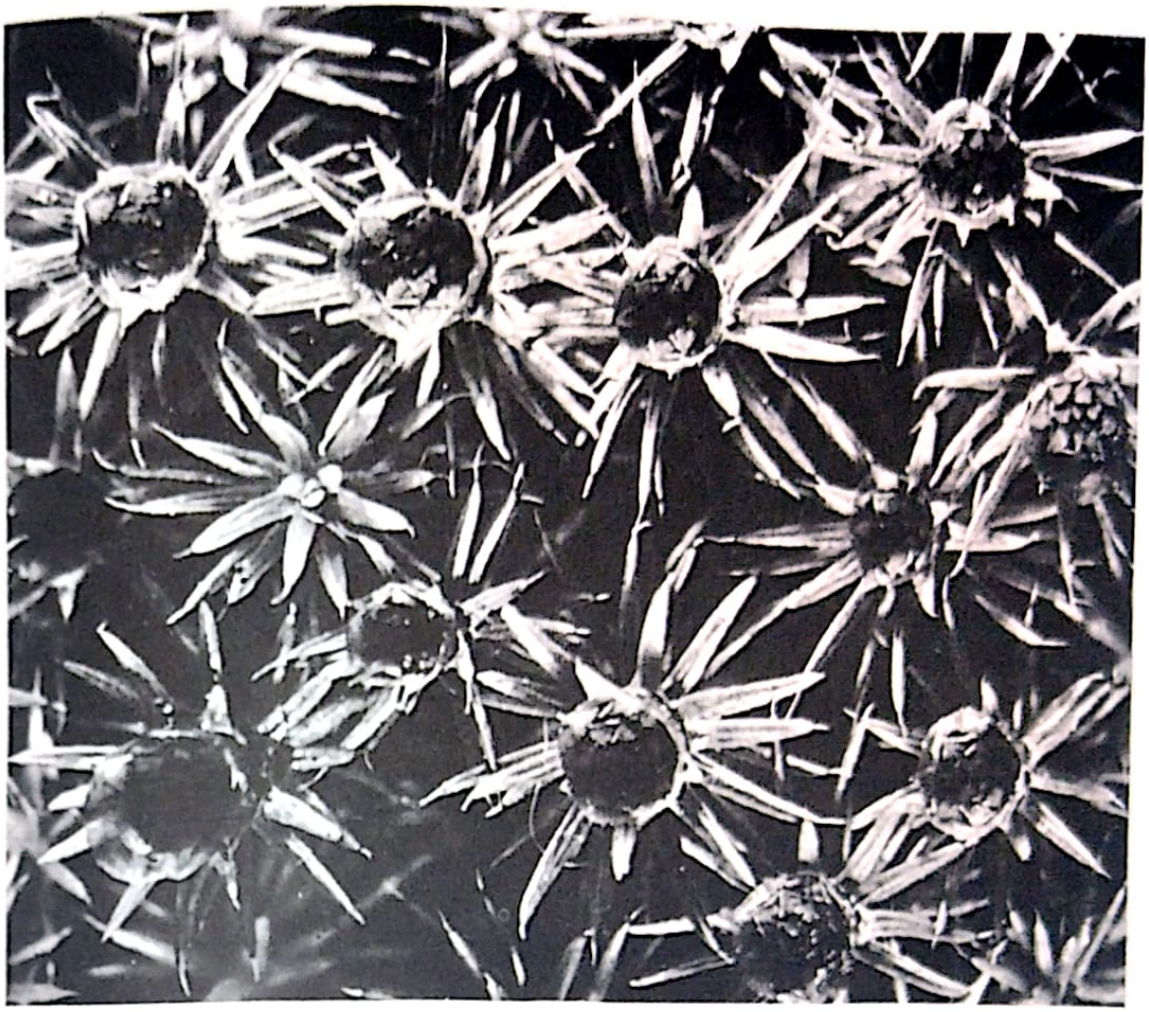
Además de las especies de hongos que se clasifican bien dentro de las tres clases principales de los mismos, existe un gran número de especies cuyos ciclos vitales son mal conocidos pero que poseen características por las que se agru-

Escaneado con CamScanner

parían dentro de alguna de las clases anteriormente descritas. Algunos de ellos consisten únicamente, en lo que hasta ahora se conoce, de micelio estéril, pero en la mayoría de los mismos se encuentran esporas asexuales comparables con las producidas por muchos Ascomicetos. Unas pocas de estas especies, antiguamente atribuidas a este grupo, se sabe ahora que son fases conídicas de Basidiomicetos y que otras muchas son fases similares en los ciclos vitales de los Ascomicetos. Quizás algunos han perdido toda conexión con otros estadios, reproduciéndose completamente por medios asexuales. Los ciclos vitales, en lo que hasta ahora se conoce, son, por tanto, completamente sencillos. Los diferentes métodos de producción de esporas se representan en la figura 17-22.

La mayoría de las especies del grupo son saprofitas, pero hay muchas parásitas, particularmente sobre las hojas y frutos de plantas. Además, muchos de los hongos patógenos para el hombre pertenecen a este grupo. Varios de los hongos imperfectos son capaces de capturar nemátodos (gusanos microscópicos que frecuentemente infectan las raíces de las plantas cultivadas) formando anillos de hifas que se estrechan alrededor del nemátodo al ser estimuladas por el contacto. Muchas de las especies saprofitas son importantes organismos del suelo. Algunos de los miembros parásitos del grupo producen la formación de cancros sobre las ramas de los árboles o bien manchas o podredumbres en los frutos. Todavía hay otros que producen daños a los tejidos. Debido a la importancia de los hongos imperfectos, muchas especies atribuidas previamente a este grupo han sido cuidadosamente estudiadas y ahora se sabe que son estadios asexuales de los Ascomicetos, clasificándose como tales.

Escaneado con CamScanner



Plantas anteridiales del musgo *Polytrichum*. *(Fotografía registrada, cortesía de la General Biological Supply House Incorporated, Chicago, Ill.)*

18. Hepáticas y musgos

La división de las briofitas está constituida por un reducido grupo de plantas terrestres comprendiendo de 20 000 a 25 000 especies. Se trata de un grupo de difusión mundial, presente bajo todos los climas, desde los trópicos a las regiones subárticas y subantárticas, dondequiera que exista humedad suficiente para su vida. A pesar de que las briofitas se consideran plantas terrestres, la diversidad de sus habitats es muy grande. Por una parte, viven en lugares donde permanecen casi constantemente sumergidas en agua; en el otro extremo están las que viven sobre rocas secas, donde el suelo es escaso y la humedad ocasional. Entre ambos extremos se encuentran en toda suerte de condiciones intermedias. No obstante, por lo general, puede decirse que predominan en lugares húmedos, como son las rocas humedecidas de los barrancos, o en riscos abrigados y suelo húmedo y sobre troncos en descomposición en los bosques.

Escaneado con CamScanner

FIG. 18-1. *Conocephalus conicus*, ejemplo de hepática con su hábito característico de crecimiento sobre una roca.

El cuerpo vegetal de los miembros de las briofitas es pequeño, alcanzando en las mayores tan sólo unos pocos centímetros de longitud. Como en las algas, está constituido por un talo; si bien el talo de las briofitas presenta considerables progresos de organización respecto al de la mayoría de las algas. Las briofitas crecen sujetas generalmente al suelo u a otro substrato por medio de órganos denominados rizoides, formaciones filamentosas uni o pluricelulares, asemejándose las primeras a los pelos radicales de las plantas superiores. El tipo más inferior de organización de las briofitas es una formación extendida, de un espesor de varias a muchas células, que yace aplanada sobre el substrato. Muchas briofitas superiores poseen una porción análoga a un tallo y estructuras foliares extendidas. No obstante, estos órganos están desprovistos de los tejidos vasculares característicos de los verdaderos tallos y hojas. El cuerpo vegetal de las briofitas se considera simplemente como un talo altamente diferenciado.

En las briofitas, la fase esporofítica está mucho más desarrollada que en la mayoría de las algas, con considerable variación de tamaño y estructura. En algunos órdenes el esporofito es una estructura sencilla con escasa diferenciación de tejidos, mientras que en otros las formaciones esporofíticas están más desarrolladas. La cápsula o caja que contiene a las esporas del esporofito de los musgos, con su compleja diferenciación de tejidos y el mecanismo elaborado de dehiscencia, constituye un avance estructural respecto a los esporofitos de las algas. El esporofito depende siempre del gametofito, por lo menos en lo que se refiere a la obtención de parte del alimento, agua y substancias minerales.

El gametofito, aunque pequeño, está muy desarrollado y bien adaptado a su habitat terrestre. El gametofito es la estructura independiente en el ciclo vital y no sólo es altamente eficiente desde un punto de vista fisiológico, sino que muestra un considerable desarrollo en lo que se refiere a la reproducción asexual. Muchas briofitas han desarrollado métodos tan eficientes de reproducción asexual que se aproximan a la independencia de la reproducción gamética como medio de propagación y distribución. La formación de ***órganos sexuales plurice-***

Escaneado con CamScanner

lulares, anteridios y arquegonios, es un rasgo importante que las diferencia de las algas.

Las briofitas se dividen en tres clases, a saber, ***Hepáticas,*** constituida por las llamadas hepáticas talosas y foliosas, las ***Antocerotas*** o hepáticas con cuernos y los ***Musgos.***

HEPÁTICAS TALOSAS Y FOLIOSAS

Estas Hepáticas son las briofitas más sencillas. Se encuentran en lugares pantanosos o húmedos con mayor intensidad que los musgos, pero sólo en casos raros son completamente acuáticas. El cuerpo vegetal está postrado, o prácticamente postrado, variando desde una estructura plana dicotómicamente ramificada en las hepáticas talosas hasta una planta con un tallo reptante y expansiones foliformes en las denominadas «hepáticas foliosas». No obstante, en todas las formas, incluso en los tipos foliosos, la simetría es claramente dorsiventral; es decir, existe una superficie dorsal en la parte superior y otra ventral en la inferior. Ello contrasta con la simetría radial de los musgos. Los rizoides se forman en la superficie inferior del vegetal, excepto en aquellos pocos casos en que la planta es acuática. Estos rizoides son formaciones unicelulares, otro punto de contraste respecto a los musgos en los que los rizoides presentan tabiques transversales.

Los órganos sexuales o bien están incluidos en el tejido dorsal de la planta o bien se forman sobre ramas especiales denominadas ***gametóforos.*** Después de la fecundación del huevo, se desarrolla un cuerpo esporofítico de complejidad variable pero siempre sujeto al gametofito, que está desprovisto de clorofila, y, por consiguiente, depende del gametofito para su alimentación. El esporofito consta principalmente de tejido esporógeno.

Estas hepáticas poseen numerosos métodos de multiplicación vegetativa. La fragmentación de los talos ramificados puede presentarse en muchas especies. Frecuentemente se forman yemas sencillas, aunque pluricelulares. Estas yemas se forman sobre las estructuras gametofíticas, y aunque difieren estructuralmente de las esporas unicelulares formadas en las algas, sirven para el mismo fin. Constituyen un medio mediante el cual una planta puede multiplicarse durante su fase vegetativa.

MARCANCIALES - HEPÁTICAS TALOSAS

El orden Marcanciales constituye un grupo de plantas ampliamente difundidas que viven generalmente en lugares húmedos. No obstante, algunas especies crecen en lugares expuestos que permanecen secos en ciertas estaciones del

Escaneado con CamScanner

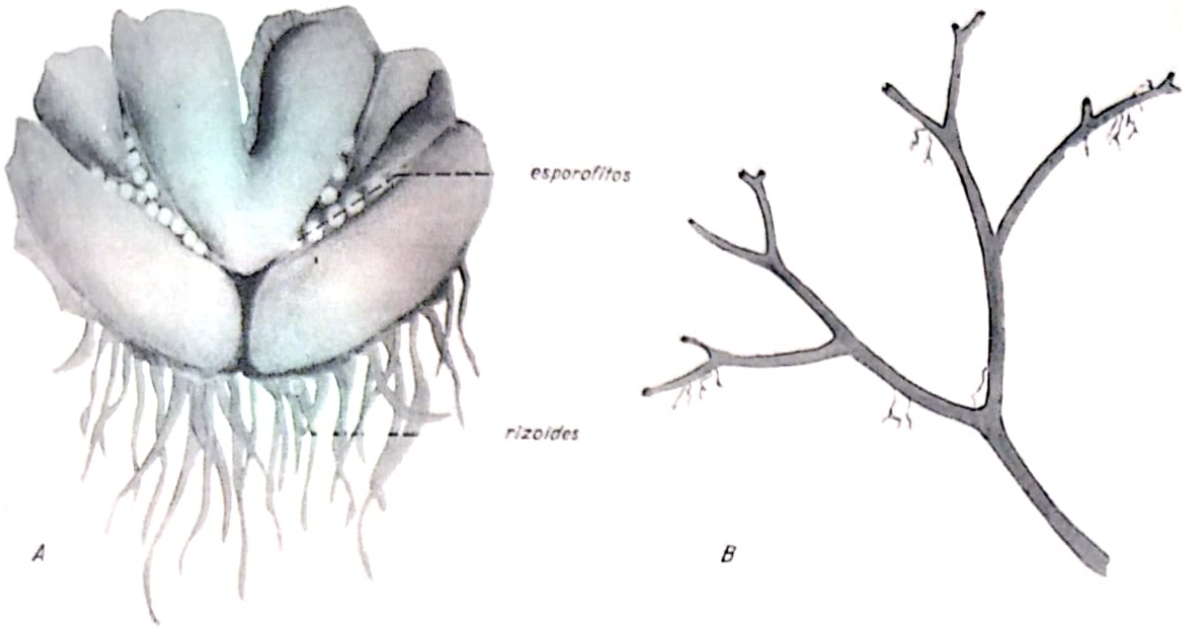


FIG. 18-2. Caracteres vegetativos de *Riccia*. *A*, *Riccia natans*, talo gametofítico con esporofitos y rizoides; *B*. *Riccia fluitans*, con rizoides. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

año, aunque húmedos en las otras. Las hepáticas desarrollan un talo plano, ramificado o gametofito, de unos 25 a 100 mm de longitud, y provisto frecuentemente de lóbulos muy aparentes. Debido a la remota semejanza del talo con el hígado de los mamíferos, estas plantas han recibido el nombre de hepáticas o plantas hígado. Las Marcanciales presentan cierta variación en lo que se refiere al tamaño y al desarrollo estructural de los talos. Son generalmente de forma y estructura sencillas con muy escasa diferenciación celular. En algunas el talo se diferencia en una epidermis, células portadoras de clorofila, y posiblemente algún tejido de reserva. Aunque no sean comunes a todas ellas, pueden hallarse presentes en el talo cámaras aeríferas, que con frecuencia están bien desarrolladas con poros en la epidermis que funcionan para el intercambio de gases, especialmente oxígeno y anhídrido carbónico.

El esporofito de las Marcanciales es un cuerpo pequeño, poco aparente, de estructura relativamente sencilla. Dentro del grupo, los esporofitos varían en tamaño y en el grado de diferenciación de los tejidos. Mientras que los esporofitos de las Marcanciales son todavía estructuras relativamente sencillas, constituyen un avance respecto a los de las algas verdes. En los restantes órdenes de briofitas se alcanza un desarrollo todavía mayor.

Riccia (Familia Ricciáceas). Las especies de *Riccia* son pequeñas plantas talosas que crecen en habitats acuáticos, como charcos tranquilos y someros y pantanos. Parte de su vida transcurre flotando sobre la superficie del agua, y frecuentemente otra parte sobre el fango del fondo del estanque después que el agua se ha evaporado durante los meses estivales. Estructuralmente, el talo de *Riccia* está adaptado para la vida en lugares húmedos donde las substancias

Escaneado con CamScanner

alimenticias minerales puedan obtenerse del medio acuático en el que vive. Indudablemente, el anhídrido carbónico lo obtiene en buena parte del agua más que del aire, como ocurre con las algas. Ello es especialmente verdad para *Riccia fluitans*, cuyo talo está sumergido en el agua.

El talo adulto de *Riccia* consta de una pequeña masa de tejido verde, dicotómicamente ramificada. En una especie el talo es muy delgado y de estructura sencilla, casi con aspecto de alga. Alcanza una longitud de unos 50 a 75 mm, presentando la forma de una larga cinta, estrecha y ramificada. El talo de otra especie es acorazonado, más grueso y compacto, alcanzando los mayores ejemplares un diámetro máximo de unos 20 a 25 mm aproximadamente (fig. 18-2) Una vena media muy aparente se encuentra en el talo, que presenta una considerable diferenciación de tejidos. La cara superior consta de una sola capa de células epidérmicas. La inferior lleva rizoides y escamas delgadas, estas últimas constituidas en su mayor parte por una sola capa de células. Los rizoides son filamentos unicelulares semejantes a los pelos radicales de las plantas superiores, siendo su principal función la de sujetar el talo al substrato. Dentro del talo propiamente dicho existe también una diferenciación de tejidos. Las células de la vena media son alargadas, careciendo generalmente de clorofila. La parte inferior del talo está constituida principalmente por células con escasa clorofila. La parte superior del mismo está constituida por células clorofílicas dispuestas en hileras o columnas verticales, con amplios espacios aeríferos situados entre ellas. En *Riccia* no se encuentran poros bien desarrollados para el intercambio gaseoso. Los talos de algunas especies poseen poros rudimentarios pero en otras, debido a las peculiaridades del desarrollo de las células epidérmicas, los poros faltan por completo.

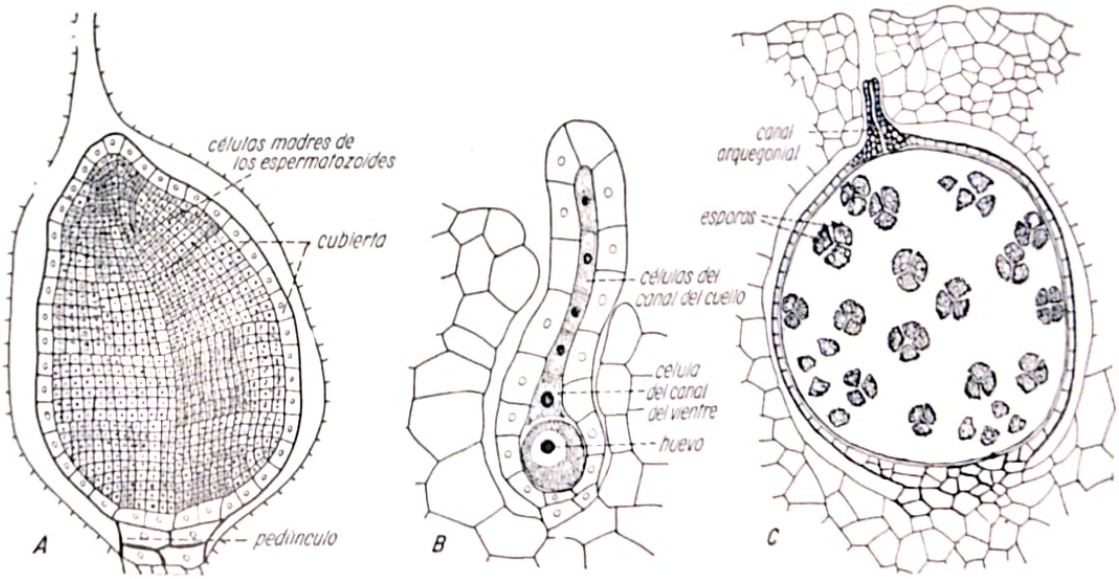


FIG. 18-3. Órganos reproductores de *Riccia*. *A*, anteridio maduro; *B*, arquegonio maduro; *C*, esporofito maduro incluido dentro de los tejidos del gametofito.

Escaneado con CamScanner

El talo de *Riccia* se desarrolla a partir de una meiospora. Este género carece de métodos especializados de reproducción asexual pero puede multiplicarse vegetativamente por fragmentación. Al avanzar el desarrollo, las partes más viejas del talo se fragmentan o descomponen, y las jóvenes ramas pueden quedar separadas, dando así origen a nuevas plantas.

El ciclo vital. Estructuralmente, los anteridios y arquegonios son semejantes en todas las especies. No obstante, varía su posición en el talo. Los órganos sexuales de *Riccia* se desarrollan a partir de segmentos de la célula apical localizados en el extremo del talo. Los anteridios se desarrollan generalmente primero en un talo joven. El desarrollo de los arquegonios sigue luego en el mismo talo. Al crecer éste se forma nuevo tejido vegetativo en su ápice, progresando el desarrollo del talo respecto a los jóvenes órganos sexuales. Al progresar el desarrollo, los órganos sexuales aparecen distribuidos a lo largo de la vena media con los anteridios dirigidos hacia la base y los arquegonios situados más próximos al ápice del talo. En la madurez, los gametangios se encuentran profundamente incluidos en el talo, cada uno de ellos en una cavidad separada cerca de la vena media (figs. 18-2, 18-3).

El esporofito se desarrolla a partir del cigoto y en la madurez es un cuerpo esférico consistente en una masa central de esporas rodeada por una pared constituida por una sola capa de células. Todo el esporofito, dependiente completamente del gametofito, permanece encerrado en el vientre ensanchado del viejo arquegonio, que ahora recibe el nombre de caliptra.

Las estructuras combinadas, esporofito y caliptra permanecen incluidos en el talo (fig. 18-3, *C*).

Las esporas son expulsadas por el esporofito al desintegrarse el tejido del talo y la pared del esporofito. Al germinar se desarrollan, produciendo nuevos gametofitos.

Marchantia y formas emparentadas. Familia Marcanciáceas. Los miembros de esta familia son plantas terrestres de forma talosa. El talo, plano y lobulado, está postrado, con la cara ventral adosada al substrato, siendo ello una característica de este grupo de hepáticas. Los gametangios se forman generalmente sobre gametóforos constituidos por ramas del talo muy modificadas, diferenciadas generalmente según el sexo. En las especies próximas carentes de gametóforos, los órganos sexuales se forman en grupos en partes del talo ligeramente elevadas.

Los elementos de la familia Marcanciáceas difieren de otras hepáticas en el desarrollo estructural del esporofito. Caracterizan a éste la presencia de un ***pie*** bien desarrollado, un ***tallo*** corto y una ***cápsula*** con ***elaterios,*** producidos entre las células madres de las esporas o ***esporocitos.***

Fase gametofítica. La fase gametofítica se origina al madurar las esporas. Éstas constituyen las primeras estructuras del gametofito. Después de la germinación, cada espora desarrolla un tubo germinativo, corto filamento de células.

Escaneado con CamScanner

que por crecimiento de una célula apical pronto se ensancha para dar lugar al talo.

El talo es una estructura ramificada dicotómicamente con simetría dorsiventral. Aumenta de tamaño por división de una o más células apicales. El ápice de cada rama del talo está más o menos escotado y en la base de cada escotadura se halla localizada una célula apical. En *Marchantia* el talo adulto alcanza una longitud de 5 a 8 cm, y en otros géneros de Marcanciáceas puede ser todavía más largo. Los rizoides fijan el talo al substrato. Estos rizoides son formaciones unicelulares filamentosas que se originan de las células externas de la superficie inferior del talo. En muchos de ellos la superficie interior de la membrana es lisa pero en otros es rugosa debido a la presencia de proyecciones verrugosas o filiformes dentro de la cavidad celular. Estas proyecciones pueden extenderse atravesando incluso casi la cavidad, pero nunca son particiones completas. Se encuentran también escamas foliares en la cara inferior del talo a lo largo de la vena media (fig. 18-4).

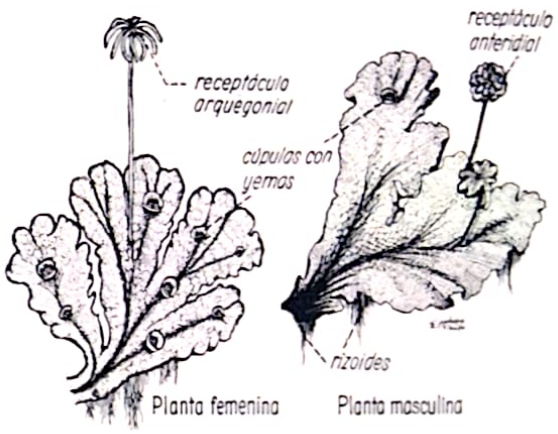


FIG. 18-4. Plantas masculina y femenina de *Marchantia*. *(Dibujado por Edna S. Fox y Elsie M. McDougle.)*

La parte superior del talo está cubierta por una capa de células epidérmicas bien definidas, que contiene generalmente clorofila, y está provista de poros o aberturas. Cada uno de estos poros está rodeado por un grupo de células epidérmicas modificadas. El número y disposición de estas células varían considerablemente en los diferentes géneros de la familia (fig. 18-5). En algunos están casi suprimidos, mientras que en otros existe un equipo elaborado de estas células.

El género *Marchantia* ocupa una posición intermedia en este aspecto, presentando varias filas de las células mencionadas dispuestas en forma de chimenea. Aun cuando estas células pueden denominarse células de cierre, raras veces regulan la abertura de los poros.

Interiormente, el cuerpo del talo está dividido en dos regiones. La mitad inferior o más del talo está formada por células parenquimáticas de membranas delgadas dispuestas en formación compacta que probablemente sirven de células de reserva. Estas células poseen escasa clorofila. El espacio situado entre esta región y la capa epidérmica superior está dividida en compartimientos definidos separados por columnas erectas de células que soportan a la epidermis. Cada compartimento se abre al exterior a través de uno de los poros descritos anteriormente. Dentro de estas cavidades se forman células clorofílicas floja-

Escaneado con CamScanner

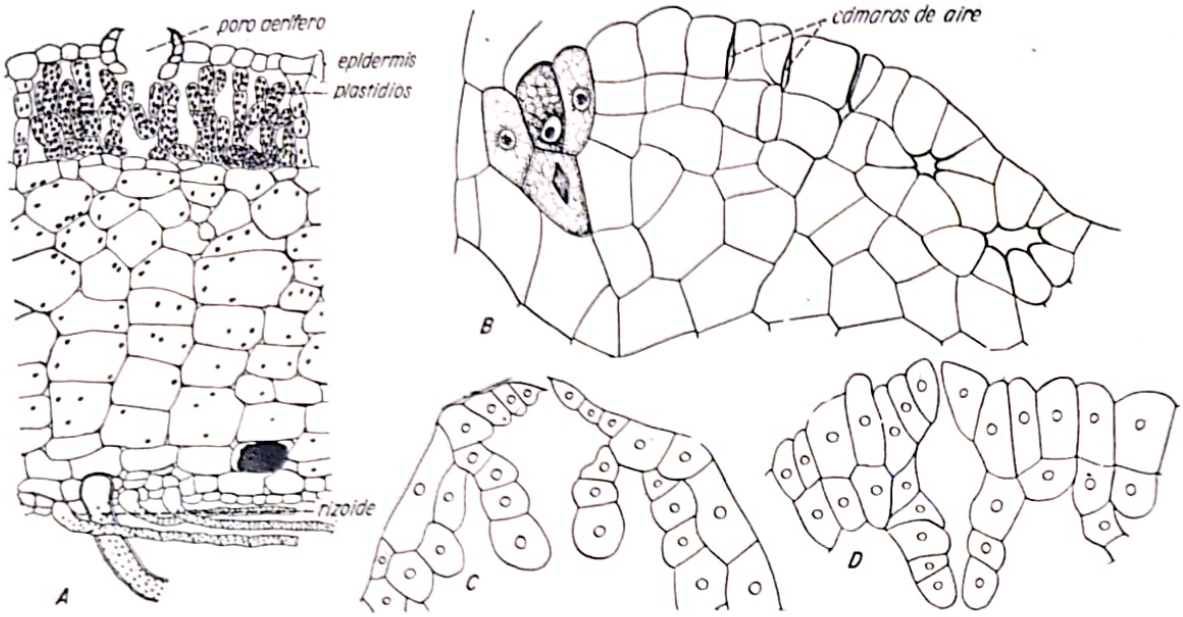


FIG. 18-5. Estructura del talo de los miembros de las Marcantiales. *A*, sección transversal del talo de *Marchantia*; *B*, región apical de la cabeza del arquegonio, mostrando el origen de las cámaras de aire; *C*, *D*, poros aeríferos, *C*, en *Fimbriaria*, y *D*, en *Plagiochasma*.

mente dispuestas. En *Marchantia*, estas células tienen la forma de filamentos ramificados originados a partir del suelo de estas cavidades. La disposición suelta de estas células y la presencia de poros facilita el intercambio gaseoso para la respiración y la fotosíntesis (fig. 18-5, *A*).

La *multiplicación asexual* puede efectuarse por fragmentación. Los extremos en crecimiento de los talos ramificados continúan dividiéndose, mientras que la porción basal central se descompone, separándose finalmente las ramas. En algunos géneros, como en *Marchantia* y *Lunularia*, se forman cuerpos reproductores asexuales especiales denominados ***propágulos.*** Estos propágulos o yemas se forman en pequeñas ***cúpulas*** sobre la superficie superior del talo (fig. 18-4). Cada cúpula tiene un borde elevado y las yemas se forman sobre tallos cortos sujetos al fondo de la cúpula. Las yemas se originan a partir de células sencillas de la capa superficial del fondo de la cúpula. Mediante una serie de tabicaciones transversales seguidas por otras verticales se forma una delgada estructura a modo de placa. En su madurez, la yema tiene un espesor de unas pocas capas de células, apareciendo escotada en dos lados opuestos. En cada escotadura se encuentra una célula apical que puede continuar el desarrollo de la yema cuando está convenientemente situada para el crecimiento. Estas yemas son de color verde, estando sostenidas por sus cortos pedúnculos. Al caer al suelo crecen, originando nuevos talos, lo que constituye un método de multiplicación rápida.

Reproducción sexual. Un rasgo característico de los miembros de las Marcanciáceas es la tendencia a producir los órganos sexuales en grupos. En algu-

Escaneado con CamScanner

nos géneros de Marcanciáceas los órganos sexuales están simplemente agrupados sobre el talo. En otros están agrupados en formaciones especiales denominadas ***receptáculos.*** Éstos, según los géneros, pueden ser sésiles o pedunculados. Los receptáculos pedunculados reciben el nombre de ***gametóforos*** (figura 18-4). Una serie evolutiva de formas puede establecerse desde aquellas que poseen los órganos sexuales agrupados simplemente sobre el talo, a las que presentan gametóforos pedunculados.

Marchantia posee gametóforos arquegoniales y anteridiales muy especializados, producidos en talos diferentes. Las plantas masculinas y femeninas pueden distinguirse por las características de sus gametóforos. El gametóforo consiste en un tallo que es portador de una parte superior disciforme, expansionada y lobada, el receptáculo. Los receptáculos están provistos de varias células apicales. En el receptáculo arquegonial, éstas están localizadas entre las largas proyecciones

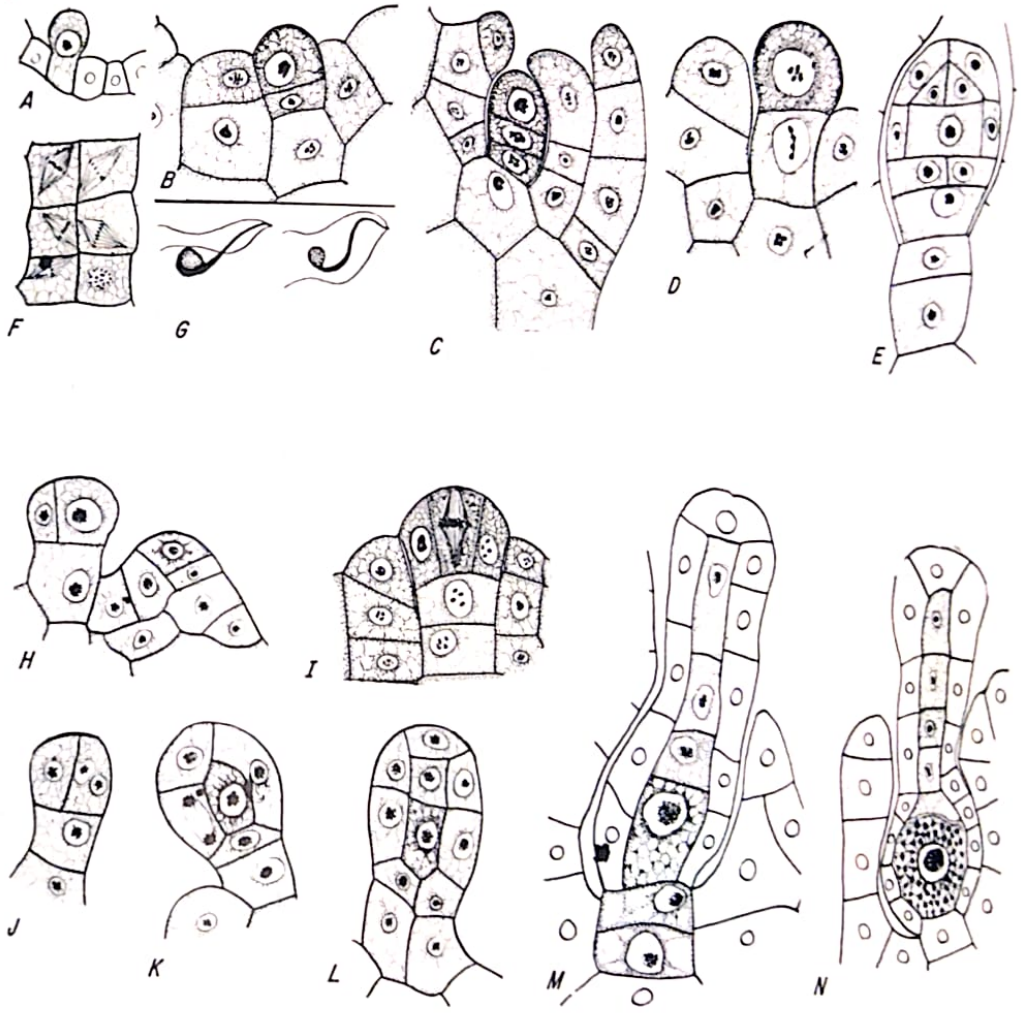


FIG. 18-6. Desarrollo de los órganos sexuales de las Marcantiales. *A-F*, anteridios de *Riccia; H-N*, arquegonios de *Marchantia; A-E*, fases jóvenes del desarrollo de los anteridios; *F*, división final para formar las células espermáticas; *G*, espermatozoides maduros; *H-L*, fases jóvenes del desarrollo de los arquegonios; *M*, arquegonio más viejo; *N*, arquegonio maduro.

Escaneado con CamScanner

digitiformes, y en el receptáculo anteridial, en las escotaduras de los bordes del disco característico. Los órganos sexuales se desarrollan en cada caso a partir de los segmentos de las células apicales producidas en la superficie superior o dorsal del receptáculo. Los anteridios permanecen sobre el lado superior, mientras que, en el receptáculo femenino, los puntos en crecimiento son empujados hacia abajo por la rápida expansión de las células de la parte superior de las estructuras y, por consiguiente, los arquegonios son empujados hacia el lado inferior del receptáculo. Los arquegonios quedan protegidos frente a la excesiva evaporación por la presencia de delgadas capas de tejidos protectores o escamas colgantes del lado inferior de las ramas de los receptáculos que recubren los jóvenes arquegonios. En la madurez, los arquegonios cuelgan del lado inferior de los receptáculos.

Órganos sexuales o gametangios. Los órganos sexuales o gametangios de las Marcantiales son esencialmente análogos en todos los géneros. Tanto los anteridios como los arquegonios se originan a partir de células superficiales derivadas de segmentos de la célula apical situados cerca de las puntas del talo, o bien, como ocurre en las formas superiores, en las inmediaciones de los puntos en crecimiento de ramas modificadas (fig. 18-5, *B*).

En la madurez, el anteridio, o microgametangio, es una estructura ovoide soportada por un tallo corto pluricelular. En cortes transversales presenta forma circular. Estructuralmente el anteridio consta de una pared externa de células estériles y una masa interior fértil de pequeñas células cúbicas denominada tejido espermatógeno (figs. 18-6, *A-G;* 18-3, *A*). Cada célula de este tejido se divide diagonalmente para formar dos células, a partir de cada una de las cuales se desarrolla un diminuto espermatozoide biciliado, o microgameto. Al alcanzar la madurez, la pared del anteridio se rompe y los espermatozoos nadan libremente hacia los arquegonios. En *Marchantia* los anteridios se forman en grandes cantidades, los más viejos hacia el centro y los más jóvenes hacia los bordes de los receptáculos disciformes. Al proliferar el tejido vegetativo circundante de la superficie del receptáculo anteridial, hace que los anteridios parezca que se encuentren en unas depresiones.

En la madurez, el arquegonio, o macrogametangio, es una formación con forma de botella. Presenta una porción basal ensanchada, el ***vientre,*** un largo ***cuello*** y un corto ***pedúnculo*** que sujeta el órgano al talo. El vientre del arquegonio contiene el ***huevo,*** o ***macrogameto,*** y una ***célula del canal ventral.*** El cuello consta de una hilera central de células, y de las células circundantes de la pared del cuello. La parte superior del cuello está constituida por células de cubierta especializadas (figs. 18-6, *H-N;* 18-3, *B*). Tanto el vientre como el cuello presentan sección circular. Cuando el arquegonio ha alcanzado la madurez, las células del canal del cuello y la célula ventral se desintegran, las células de cubierta saltan y se abre un canal que va desde el extremo del cuello a la célula huevo situada en el vientre. Los espermatozoos nadan a través del líquido formado por la desintegración de las células del canal del cuello.

Escaneado con CamScanner

Los arquegonios maduros se encuentran frecuentemente en los receptáculos jóvenes antes de que se hayan alargado mucho los pedúnculos de los gametóforos. Esta localización, junto con el habitat de estas plantas, explican la facilidad con que los espermatozoides alcanzan el arquegonio una vez han sido puestos en libertad en el anteridio. Todas las hepáticas viven en lugares donde en momentos determinados hay suficiénte agua para constituir el medio a través del cual los espermatozoos alcanzan los huevos. En condiciones de invernadero, basta el simple riego de las plantas para que se realice generalmente la fecundación.

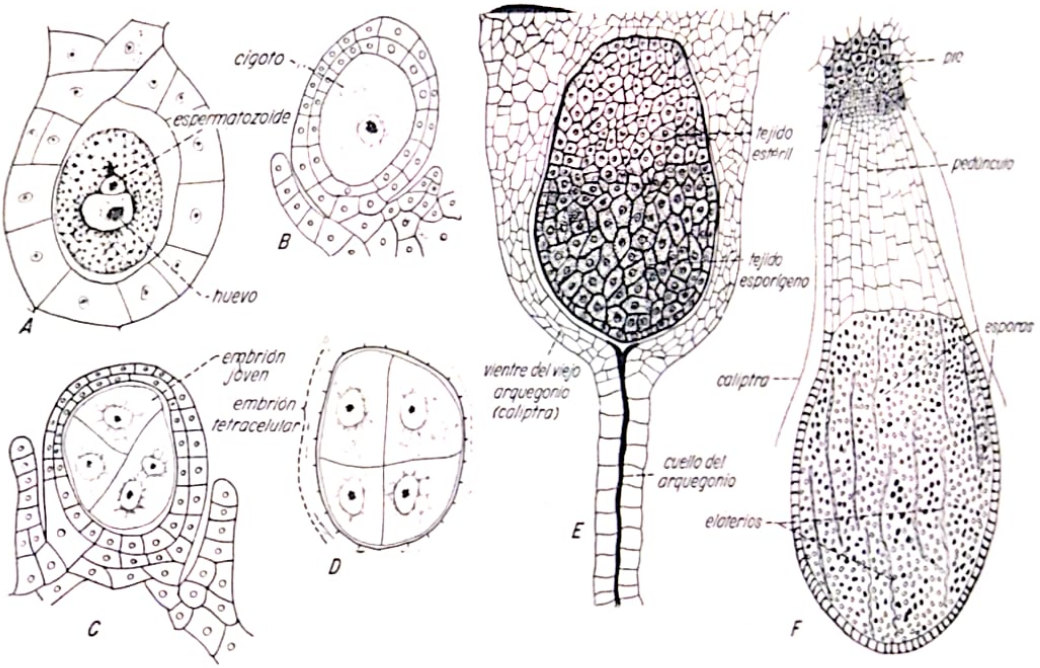


FIG. 18-7. Diferentes estadios del desarrollo del esporofito de *Marchantia*. *A*, fecundación del huevo por el espermatozoide; *B*, cigoto joven; *C*, *D*, fases tempranas de la división del joven esporofito; *E*, esporofito pluricelular, mostrando la diferenciación del tejido esporígeno potencial y del tejido estéril; *F*, esporofito maduro.

Singamia o fecundación. Los espermatozoides, o microgametos, pueden ser atraídos por substancias químicas segregadas por el arquegonio. Frecuentemente penetran varios de estos microgamentos en el cuello del arquegonio y alcanzan el vientre, pero normalmente uno sólo de ellos se une con el huevo o macrogameto (figs. 18-6, *G;* 18-7, *A*). Cada gameto es portador del número haploide 1*N* de cromosomas, en este caso 8, y su unión determina que el núcleo diploide del cigoto posea 2*N*, en este caso 16, cromosomas.

Fase esporofítica. La fecundación inicia la fase diploide del ciclo vital. Con la unión de los gametos se forma el ***cigoto*** o *primera célula del esporofito.* De ello resulta también una activación o estimulación fisiológica que se manifiesta en el crecimiento y desarrollo ulteriores del mismo. Comparado con lo que suele ocurrir en las algas verdes, existe un considerable desarrollo de tejido diploide después de la fecundación.

Escaneado con CamScanner

El desarrollo del joven esporofito, el ***embrión,*** resulta del desarrollo del cigoto unicelular. La primera división del cigoto es transversal respecto al eje vertical del arquegonio y las células resultantes darán lugar a las distintas partes del esporofito. La más externa de las dos células originará la cápsula que encierra el tejido esporífero, y la más interna constituye las partes nutritivas del esporofito, el pie y el pedúnculo. El ulterior desarrollo del embrión se realiza primeramente mediante divisiones mitóticas, que forman primero cuatro y después ocho células. Ulteriores divisiones producen células irregularmente dispuestas. Al desarrollarse el joven embrión, éste se alarga verticalmente (fig. 18-7).

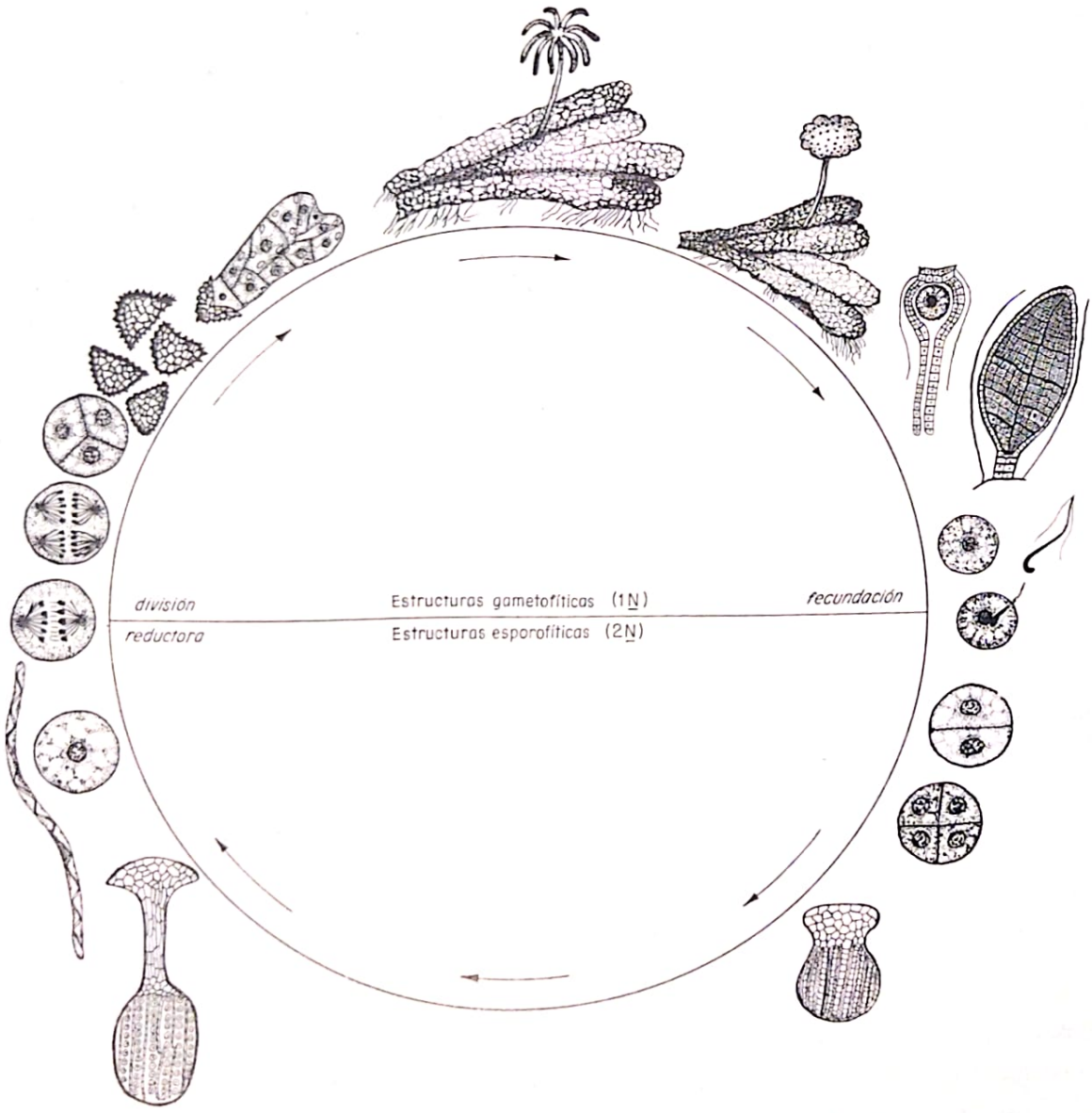


FIG. 18-8. Representación esquemática del ciclo vital de *Marchantia.*

Escaneado con CamScanner

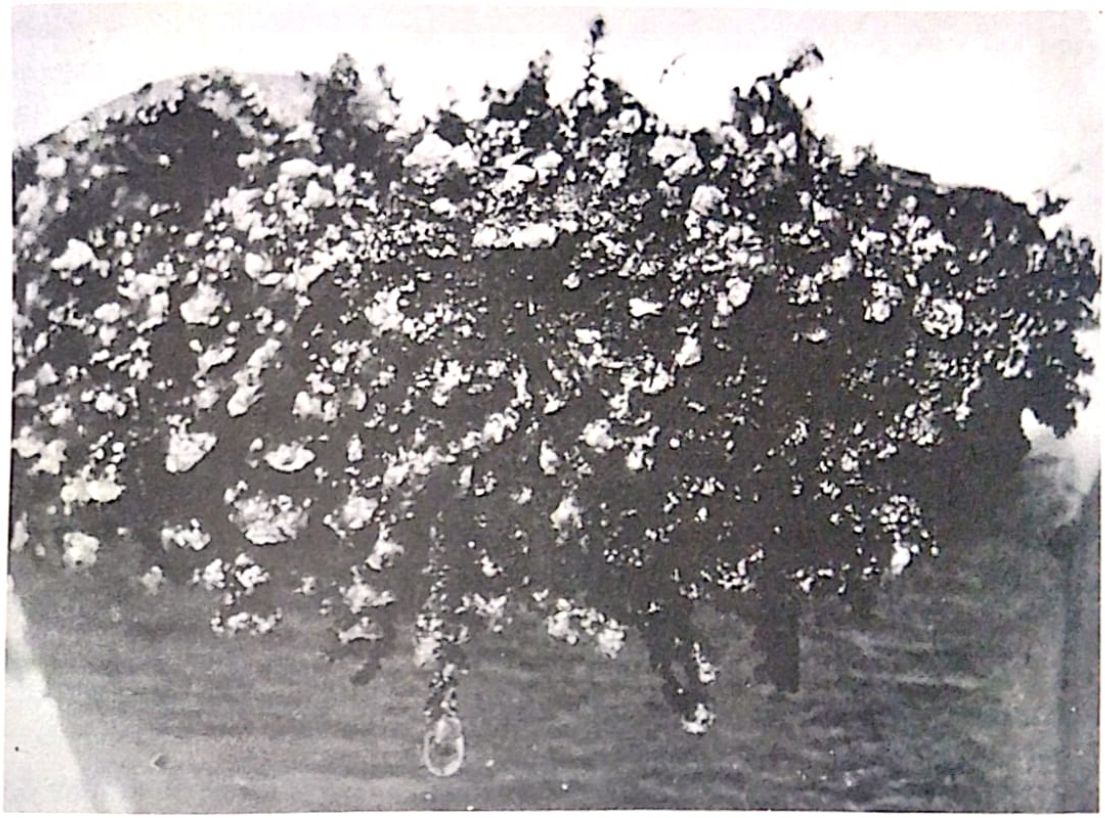


FIG. 18-9. *Pallavicinia*, especie perteneciente a las Yungermaniales, mostrando su hábito de desarrollo.

El esporofito que se desarrolla a partir del cigoto queda retenido en el vientre del arquegonio durante sus estadios embrionarios. La porción del pie del esporofito está unida al receptáculo arquegonial, y al desarrollarse el joven embrión, el vientre del arquegonio se ensancha, rodeando durante un tiempo considerable el embrión. En esta fase el viejo arquegonio se denomina ***caliptra*** (fig. 18-7, *E*). Finalmente, por alargamiento del pedúnculo, la cápsula es empujada a través de la caliptra, que queda en la base alrededor del pie.

El esporofito maduro. El esporofito maduro es elipsoide, de unos pocos milímetros de longitud. Estructuralmente está constituido por un pie expansionado, un pedúnculo corto relativamente grueso y una caja esporífera o cápsula. El esporofito es pendular, colgando del receptáculo femenino, al que permanece unido mediante el pie en forma de áncora. El pie y el pedúnculo presentan únicamente una escasa diferenciación de tejidos. La cápsula contiene el tejido esporífero y numerosas células estériles alargadas que forman los elaterios. Los tejidos de la cápsula son los más altamente diferenciados del esporofito. Durante cierto tiempo, después de haber emergido de la caliptra, el esporofito puede ser de una tonalidad ligeramente verdosa, pero cuando ha alcanzado por completo su madurez es de color amarillento, dependiendo para su alimentación del viejo talo gametofítico.

Escaneado con CamScanner

La cápsula es una estructura ovoide situada en el extremo distal del esporofito. Tiene una membrana formada por una sola capa de células rodeando al tejido esporífero, siendo la parte del esporofito más altamente diferenciada. Dentro de la región esporífera, o ***arquesporio,*** se forman células isodiamétricas que producirán esporas, razón por la cual reciben el nombre de ***células madre de las esporas,*** o ***esporocitos.*** Además de ellas, se encuentran células ligeramente alargadas que son los jóvenes elaterios. Éstos se desarrollan mediante su ulterior alargamiento y la acumulación secundaria de materiales en sus membranas. En la madurez aparecen como largas y estrechas células con membranas engrosadas espiralmente. El enrollamiento higroscópico de los elaterios puede contribuir a la dispersión de las esporas formadas en la cápsula. Al desarrollarse ésta, los esporocitos o meiocitos aumentan de tamaño y se separan ligeramente, adoptando forma esférica. Como resultado de la meiosis, cada célula madre de las esporas, o meiocito, forma un cuarteto de meiosporas. Durante el proceso, el número diploide de 16 cromosomas se reduce, en el núcleo de cada meiocito, al haploide de 8. Por consiguiente, las meiosporas son 1*N*, estando consideradas como las primeras células de la fase gametofítica. En la madurez, cuando la cápsula se abre de manera irregular, las esporas y los elaterios quedan en libertad.

Desarrollo del nuevo gametofito. Cuando las esporas quedan liberadas de la cápsula, caen al suelo, donde, si las condiciones son favorables, pueden germinar. Debido a la germinación, la espora origina un corto filamento o talo joven de varias células. El crecimiento tiene lugar por división de una célula apical localizada en el extremo del filamento. Al avanzar el crecimiento, va desarrollándose el talo, formándose finalmente los órganos sexuales y los gametos (fig. 18-8).

YUNGERMANIALES, HEPÁTICAS FOLIOSAS

Los miembros del orden Yungermaniales pueden encontrarse sobre el suelo y rocas húmedos, o sobre troncos en descomposición. Algunas formas son epífitas sobre los troncos de árboles en los bosques húmedos. Los troncos en descomposición a lo largo de los cursos de agua están frecuentemente cubiertos por completo por formas foliosas, reconocibles por sus talos extraordinariamente diferenciados y delicados, que parecen encajes.

Las Yungermaniales se subdividen en dos grupos, las ***Anacrogynae*** y las ***Acrogynae.*** Las primeras se caracterizan por el desarrollo de los arquegonios sobre la superficie dorsal del talo, nunca en el ápice. En correlación con esta posición de los arquegonios está el tipo taloso del cuerpo vegetal, que no es característico de todo el orden (figs. 18-9, 18-10). Las Acrogynae están caracterizadas por el desarrollo de los arquegonios en el ápice del talo. En relación con esta posición de los arquegonios el cuerpo vegetal es de tipo folioso. En este grupo el talo está profundamente lobado, formando estructuras semejantes a hojas sobre

Escaneado con CamScanner

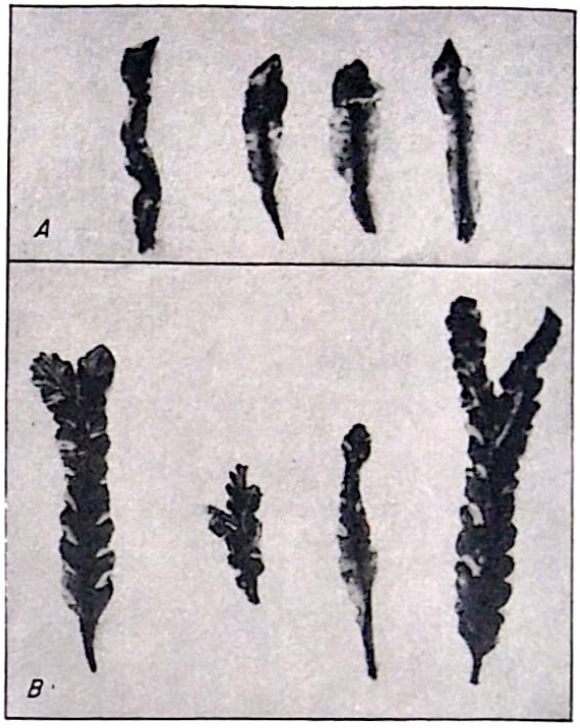


FIG. 18-10. Estructuras vegetativas de las Yungermaniales talosas. *A, Pallavicinia; B, Symphoygyna.*

un eje central, y es debido a este grupo que se ha originado el nombre del orden de «hepáticas foliosas» (fig. 18-11, *A*).

En relación con las demás hepáticas, la posición de las Yungermaniales puede representarse mejor considerándolas como un grupo de plantas paralelo al de las Marcanciales, pero señalando diferentes tendencias en la evolución y desarrollo del gametofito y con un esporofito superiormente desarrollado. El gametofito es de forma característicamente elaborada. La forma foliosa elaborada está correlacionada con una estructura interna sencilla y con una muy ligera diferenciación de tejidos. Ambos rasgos establecen un marcado contraste con la situación de la mayoría de los miembros de las Marcantiales, que poseen talos de formas muy sencillas, pero con una considerable complejidad estructural y diferenciación de tejidos.

Los talos de las Yungermaniales presentan formas diversas que van desde la de un talo cintiforme delgado semejante al de *Riccia fluitans* y los géneros menores de las Mar-

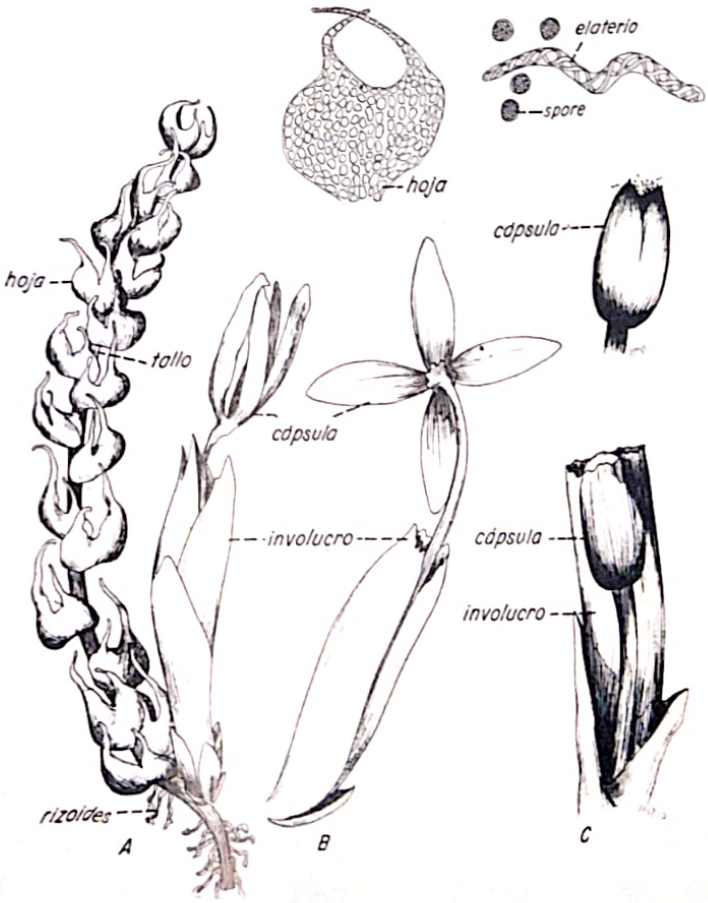


FIG. 18-11. Caracteres estructurales de *Cephalozia*, miembro de las Yungermaniales foliosas. *A*, planta mostrando las falsas hojas (aumentada en la parte superior), tallo, rizoides y cápsula surgiendo por encima del involucro, sobre una rama; *B*, aspecto de la cápsula después de su dehiscencia; *C*, detalle de la cápsula, la figura de la parte superior indica la dispersión de las esporas.

Escaneado con CamScanner

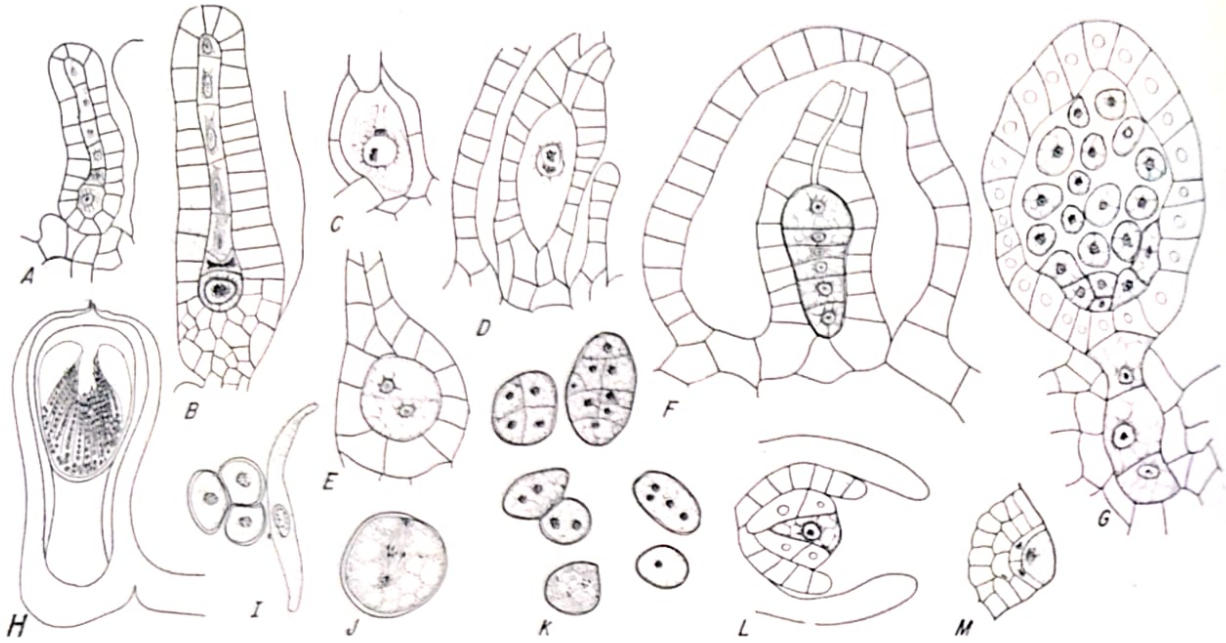


FIG. 18-12. Detalles estructurales de los miembros de las Yungermaniales. *A*, arquegonio de *Pellia; B*, arquegonio de *Porella; C, D*, fases de la fecundación, y *E*, primera división embrionaria, en *Sphaerocarpus; F*, esporofito joven, y *G*, esporofito viejo, de *Sphaerocarpus; H*, esquema del elaterióforo del esporofito de *Aneura; I*, células madres de las esporas y elaterio de *Aneura; J, K*, esporas de *Pellia* en germinación; *L*, célula apical de *Porella*, y *M*, de *Pellia*.

canciáceas, a las estructuras delicadas muy lobuladas que presentan aspecto de hojas sujetas a un eje central (figs. 18-9, 18-11). Se presentan casi todos los grados posibles de indentación de los bordes. De hecho, puede establecerse una serie evolutiva de desarrollo de formas en estos géneros.

Los anteridios y arquegonios maduros se parecen, en general, a los de los miembros de las Marcanciales, difiriendo de ellos únicamente en algunos detalles de poca importancia. Los anteridios son generalmente estructuras esféricas, situadas sobre pedúnculos relativamente largos. Los arquegonios presentan la forma característica de botella pero generalmente son más abultados que en las Marcanciales (fig. 18-12, *A, B*). Los detalles del desarrollo de los anteridios de las Yungermaniales difieren de los de las Marcanciales, pero el desarrollo del arquegonio en ambos órdenes es completamente similar.

La estructura esporofítica de las Yungermaniales es, en general, mucho más compleja que la de las Marcanciales. En la madurez, constan del pie, de un tallo largo y flexuoso, y de una cápsula oval (figs. 18-11, *B, C;* 18-12, *H*).

La estructura y el tipo de dehiscencia de la cápsula del esporofito son características de muchos géneros del orden. Los elaterios están sujetos a una formación denominada elaterióforo, masa de tejido estéril de tamaño variable situada en el extremo de la cápsula (fig. 18-12, *H*). La pared de ésta se abre regularmente a lo largo de cuatro líneas longitudinales de dehiscencia y, en la

Escaneado con CamScanner

madurez, se separa en cuatro valvas (fig. 18-11). Este método regular de dehiscencia es también un rasgo que contrasta con la cápsula de las Marcanciales cuya abertura es irregular.

ANTOCEROTAS — HEPÁTICAS CON CUERNOS

La clase Antocerotas representa un grupo de hepáticas muy reducido constituido por tres géneros, *Anthoceros*, *Megoceros* y *Notothylas*. Los dos últimos, tropicales. *Anthoceros*, el único género propio de regiones templadas, se encuentra generalmente en las orillas arcillosas muy húmedas, frecuentemente a lo largo de caminos de las laderas donde la arcilla está empapada.

Los rasgos más notables de los miembros de este grupo son la forma y estructura muy sencillas del talo, los órganos sexuales hundidos, y, la más importante de todas, el alto desarrollo de las formaciones esporofíticas (figs. 18-13, 18-15). El talo, en comparación con el de las restantes hepáticas, es de estructura muy sencilla como el de las Marcanciales más primitivas. Carece de diferenciaciones en su forma externa y en su estructura interna. Un rasgo muy particular de las células del gametofito es la presencia de un solo cloroplasto que contiene un pirenoide. Los pirenoides son característicos de los cloroplastos de las algas, faltando en todos los demás grupos con la única excepción del talo de *Anthoceros* (figs. 18-14, *H*).

Tanto los arquegonios como los anteridios se desarrollan dentro de los tejidos del talo en vez de hacerlo superficialmente como en las restantes hepáticas. Como se recordará, aunque los órganos sexuales pueden presentarse hundidos en otras formas, de hecho se desarrollan superficialmente, hallándose dentro de bolsas formadas por el crecimiento más rápido de los tejidos del talo que rodean inmediatamente a los órganos sexuales. En *Anthoceros*, los anteridios se encuentran en grupos hundidos en el talo. Los arquegonios no se hallan tan completamente incluidos en el talo como los anteridios, pero la pared del vientre y parte del cuello confluyen con los tejidos del talo (fig. 18-14).

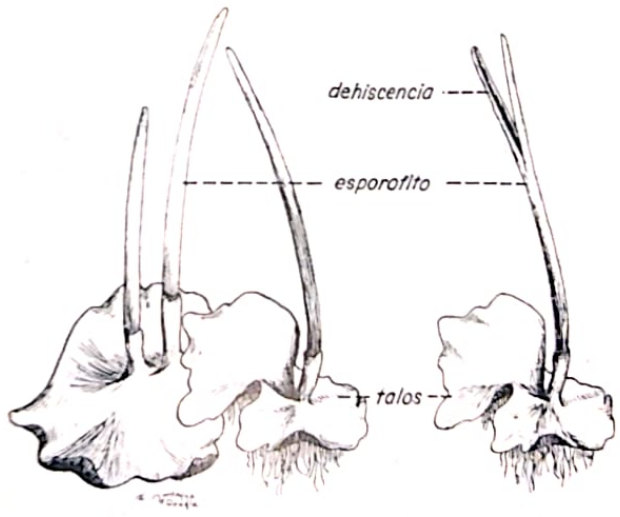


FIG. 18-13. Talos de *Anthoceros* con esporofitos. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

La estructura del esporofito es el rasgo de mayor interés del grupo (figura 18-15). Es una estructura cilíndrica alargada de espesor casi uniforme en toda su longitud, consistente en un pie y la cápsula. Se encuentra erguido sobre el talo, al que se halla

Escaneado con CamScanner

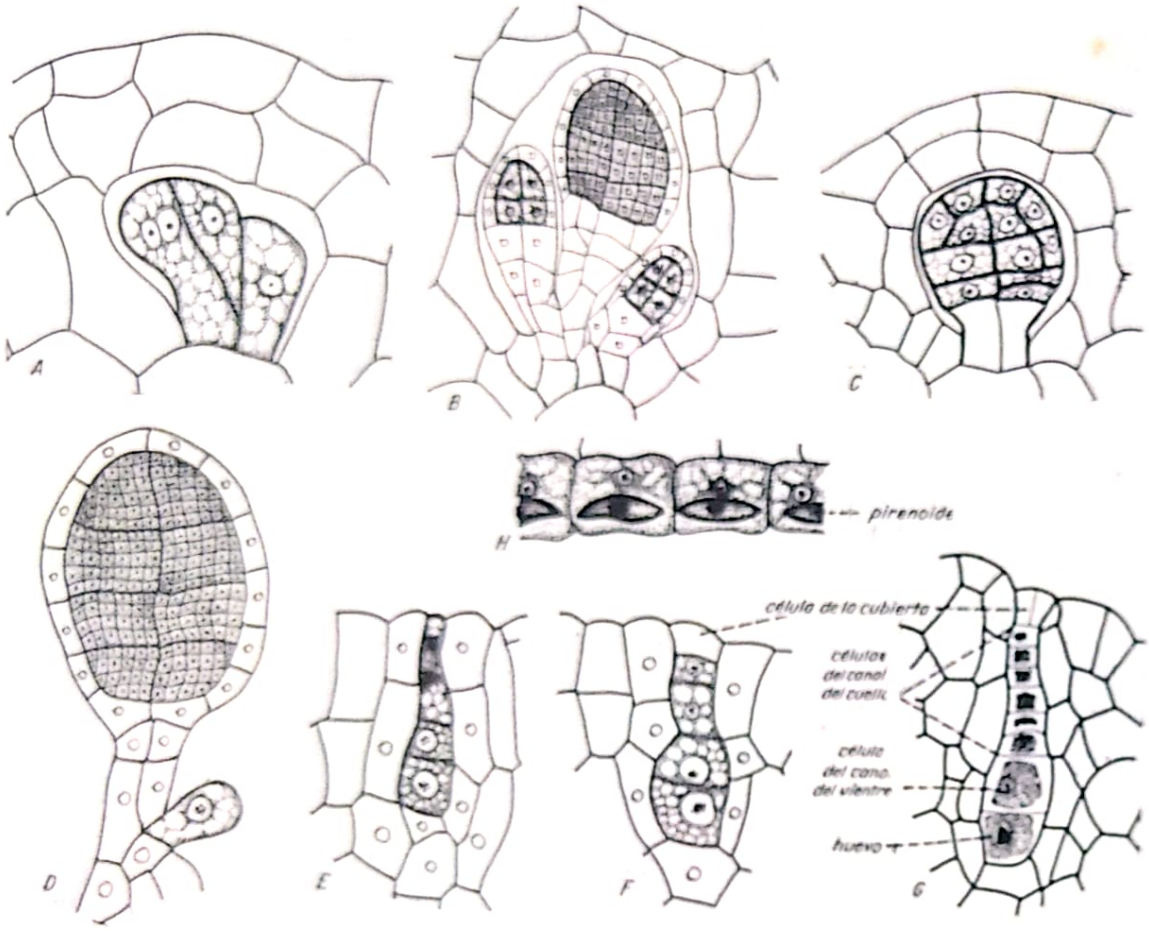


FIG. 18-14. Detalles estructurales de *Anthoceros*. *A-D*, diferentes estadios del desarrollo de los anteridios; *A*, *B*, muestran el desarrollo por gemación de varios anteridios en una cámara; *D*, anteridio maduro; *E-G*, diferentes estadios del desarrollo del arquegonio; *E*, muestra el huso de la división celular para la formación de la célula de cubierta y de la célula primaria del canal del cuello; *G*, arquegonio maduro; *H*, detalle de las células vegetativas del talo con los pirenoides característicos.

sujeto por medio del pie. La estructura de la cápsula es compleja. Presenta una región central compuesta por células estériles denominada columela. En sección transversal la columela presenta 16 células de contorno rectangular. Rodeando a la columela se encuentra un cilindro de tejido esporígeno, rodeado a su vez por otro de tejido estéril y, por último, por la epidermis. En el cilindro de tejido esporígeno se encuentran alternativamente capas de bandas de células estériles y bandas de células productoras de esporas. En estas últimas, los esporocitos o células madres de las esporas, acaban redondeándose, sufren la meiosis y dan lugar a las esporas. Los tejidos exteriores de la cápsula están abundantemente provistos de clorofila, lo que les permite sintetizar hidratos de carbono. La capacidad del esporofito para realizar la fotosíntesis está algo más desarrollada en este grupo

Escaneado con CamScanner

que en cualquier otro de las hepáticas. Los estomas se hallan presentes en la epidermis del esporofito.

Un carácter que no presentan los esporofitos de ninguna de las restantes hepáticas es la presencia en la cápsula de *Anthoceros* de una masa de tejido meristemático localizada en la parte inferior de la cápsula, la cual determina el crecimiento continuo de ésta durante un período muy largo, prolongando de este modo el período de producción de esporas. Pueden hallarse ya esporas maduras en el extremo de la cápsula mientras el tejido meristemático de la base va originando todavía esporocitos. Al alcanzar la madurez, la cápsula se abre en dos valvas y su aspecto en este momento justifica el nombre vulgar de «hepáticas con cuernos» que frecuentemente se les aplica.

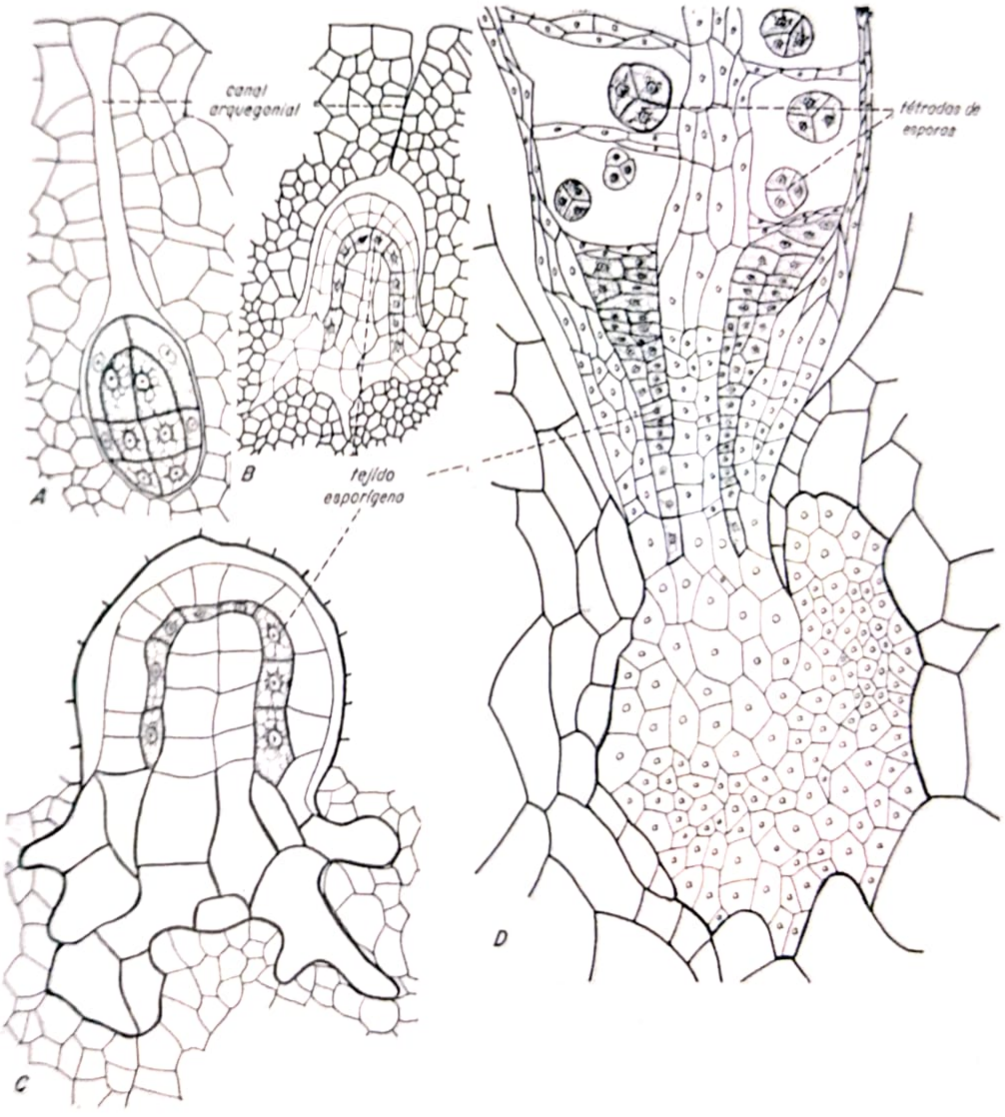


FIG. 18-15. Desarrollo del esporofito en las Antocerotas. *A-C*, *Anthoceros; A*, *B* muestran el viejo canal arquegonial; *B*, *C* muestran el tejido esporígeno; *D*, dibujo semiesquemático del esporofito de *Notothylas* con tétradas en la región esporígena.

Escaneado con CamScanner

El esporofito de *Anthoceros*, con sus capas alternativas de tejidos estériles y esporígenos está muy especializado. El botánico inglés Bower, basándose en la disposición de tejidos estériles y esporígenos en la cápsula de los Antocerotales, ha establecido una teoría acerca del origen y evolución de las hojas y esporangios de los vegetales superiores.

MUSGOS

Los musgos, grupo extenso de vegetales, constituyen las briofitas superiores. Gozan de una distribución mundial, hallándose en toda clase de habitats desde los acuáticos hasta los xerofíticos. No obstante, la mayoría de las especies de musgos, crecen en lugares húmedos, tales como bosques húmedos. Debido a su capacidad para vivir en lugares secos y por consiguiente más frecuentados, los musgos son mucho más conocidos por el público en general que las hepáticas.

La parte visible de la planta de musgo está constituida por un tallo más o menos erguido portador de estructuras foliformes extendidas. Filamentos parecidos a raíces, denominados rizoides, sirven para sujetarlo al substrato. Los tallos con hojas se conocen científicamente por ***gametóforos*** debido a que son portadores de los órganos sexuales y los gametos. Después de la fecundación, el esporofito se desarrolla en el ápice o en un lado del gametóforo.

Los rasgos estructurales más notables que distinguen a los musgos de las hepáticas son el ***protonema*** semejante a un alga que se desarrolla a partir de la espora, la simetría radial de los tallos con hojas, y la cápsula compleja que se produce sobre el esporofito maduro. Los musgos se dividen en tres órdenes, los ***Esfagnales***, los ***Andreaeales*** y los ***Briales***. El primero y último de estos tres géneros son los mejor conocidos y se considerarán con algún detalle en las siguientes páginas.

Esfagnales

Caracteres generales. El orden Esfagnales contiene al único género *Sphagnum*, el musgo de los pantanos y de las turberas, representado por varios centenares de especies que gozan de distribución mundial. Estos musgos viven exclusivamente en lugares húmedos. Su habitat favorito es un viejo estanque o lago donde, en muchos casos, el desarrollo de *Sphagnum* constituye la causa principal del relleno de los mismos. Los pantanos de *Sphagnum* son muy interesantes desde el punto de vista ecológico puesto que la eliminación de muchos de los tipos de vegetales más frecuentes debido a la acidez y a otras características desfavorables propias del pantano, determina el desarrollo de asociaciones vegetales poco corrientes.

Sphagnum presenta una considerable importancia comercial. La turba, empleada como combustible en algunas regiones, está constituida por restos de *Sphagnum* carbonizados, junto con los de otros vegetales pantanosos asociados.

Escaneado con CamScanner

El *Sphagnum* se recoge y deseca y, después de humedecido de nuevo, se emplea mucho para el embalaje de plantas vivas. Ciertas especies del género, debido a su elevada capacidad de absorción, se emplean como apósitos quirúrgicos en los hospitales.

Los rasgos estructurales de *Sphagnum*, algunos de los cuales se parecen a los de las hepáticas y a otros musgos superiores, indican que este género ocupa una posición evolutiva intermedia entre ambos grupos de briofitas.

Estructuras gametofíticas. Después de la germinación, la espora produce un filamento muy corto que finalmente constituye un talo ramificado semejante al propio de algunas hepáticas (fig. 18-16, *A*). Por gemación el talo origina unas formaciones erectas ramificadas las cuales, al alcanzar la madurez, se convierten en los gametóforos, que son las plantas de *Sphagnum* generalmente conocidas (fig. 18-17). Estas se parecen a las formaciones correspondientes de los verdaderos musgos (Briales). El gametóforo consta de un eje talliforme central con numerosas ramas recubiertas por expansiones filiformes. Las ramas de los gametóforos son de dos clases, unas cortas y erectas, las cuales, agrupadas cerca del ápice, constituyen una especie de roseta, y otras largas y colgantes, que caen elegantemente hacia el suelo alrededor del tallo (fig. 18-17). Las ramas cortas y erectas producen los órganos sexuales. Las plantas de *Sphagnum* son

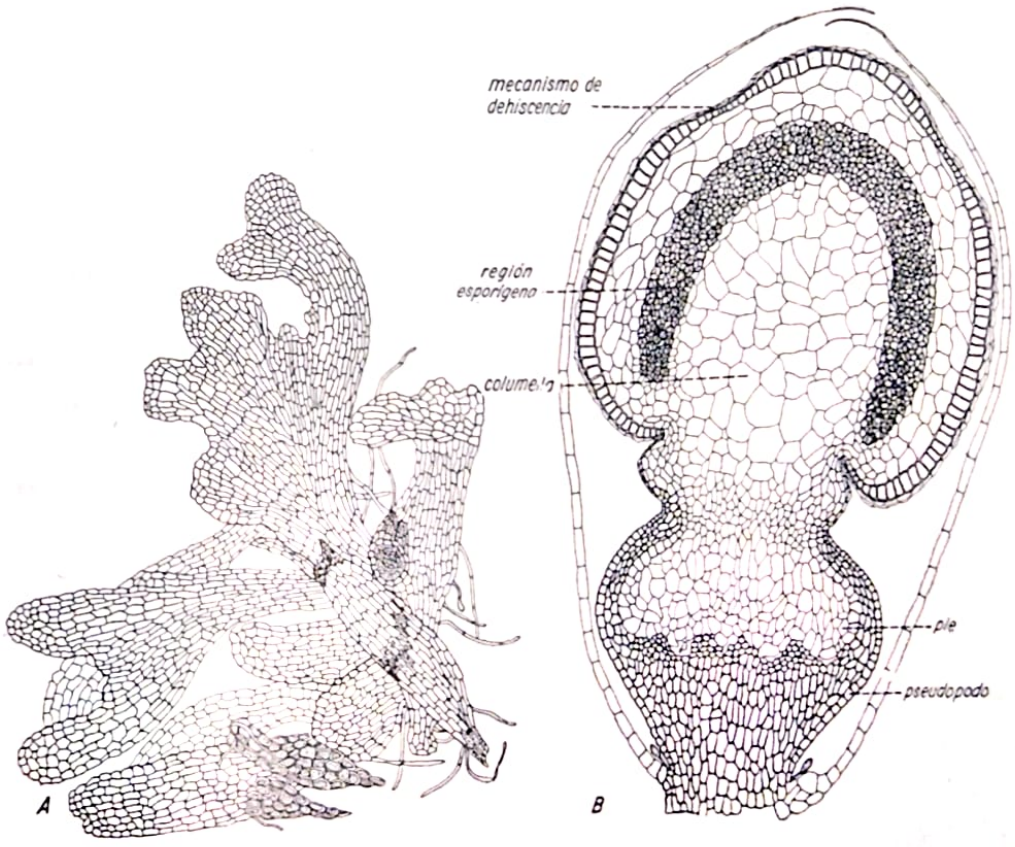


FIG. 18-16. *A*, gametofito taloso joven de *Sphagnum* con rizoides y yema de la que puede originarse el gametóforo erecto; *B*, esporofito. *(Dibujado por Laura K. Wilde.)*

Escaneado con CamScanner

tanto monoicas como dioicas; pero incluso cuando se encuentran las dos clases de órganos sexuales sobre el mismo gametóforo, los anteridios y los arquegonios se forman en ramas separadas.

El tallo, las ramas y las hojas del gametóforo presentan una estructura relativamente compleja que varía con las diferentes especies (fig. 18-19, *i*, *j*). Los tallos y ramas constan de una masa central de tejido y de una región externa. Las células de estas dos regiones están diferenciadas, siendo alargadas en sentido vertical las de la parte central. Las estructuras foliformes están constituidas por dos clases de células: células grandes hialinas, a menudo con espesamientos aparentes y grandes poros, y cadenas continuas de pequeñas células alargadas que contienen los cloroplastos (fig. 18-18). Cuando se observa con aumento una parte de la hoja, las células pequeñas aparecen formando un retículo en el que las grandes células hialinas ocupan las mallas de la red. Las propiedades absorbentes de *Sphagnum* son debidas probablemente al poder de retención del agua por parte de las células hialinas de sus falsas hojas.

En la madurez, los anteridios son cuerpos esféricos sostenidos por largos pedúnculos estando localizados sobre las cortas ramas erectas en las exilas de las llamadas hojas (fig. 18-19, *A-G*). Los espermatozoides son alargados, espiralados y biflagelados. Los arquenogios, que en general se parecen a los de *Marchantia*, se producen en los extremos de las ramas erectas; en la madurez son formaciones relativamente grandes con pedúnculos, cuello largo y vientre grande. La célula huevo es relativamente pequeña y aproximadamente del mismo tamaño que la célula del canal del vientre, a la que se asemeja mucho (fig. 18-19, *H*).

FIG. 18-17. Gametofito, *g*, y esporofito, *sp*, de *Sphagnum*.

Estructuras esporofíticas. Los esporofitos de *Sphagnum* se consideran generalmente como de rara aparición. Su escasez es debida probablemente a la escasa frecuencia con que se verifica la fecundación, lo cual a su vez parece guardar relación con el nivel del agua en los pantanos donde vive *Sphagnum*. Cuando se hallan presentes, los esporofitos están localizados generalmente en plantas que crecen formando matitas sobre pequeñas prominencias o montecillos o, quizás, en depresiones. El nivel del agua puede ser demasiado alto o demasiado bajo para que los

Escaneado con CamScanner

espermatozoides alcancen a los arquegonios. Los investigadores han logrado abundantes esporofitos aplicando artificialmente espermatozoides a las plantas femeninas en el momento en que los huevos están maduros dentro de los arquegonios.

El cigoto, formado por la unión del espermatozoide con un huevo, se desarrolla dando lugar al esporofito el cual finalmente produce las esporas mediante los procesos de maduración. El esporofito maduro es pequeño, consistiendo en una cápsula esférica, de color pardo oscuro o negro, una *seta* o pedúnculo muy corto y un pie extendido que sirve para sujetar las estructuras esporofíticas a las del gametofito (figs. 18-16, *B*; 18-17). El desarrollo del pseudopodio, o falso pie que es una estructura gametofítica, eleva el esporofito por encima del ápice de la rama portadora del arquegonio que contiene al huevo. El pseudopodio es una excrecencia del ápice de la rama formando parte de las estructuras haploides o gametofíticas. La capa domiforme de esporas, o ***arquesporio,*** formada en el interior de la cápsula, recuerda la capa de esporas en la cápsula de la hepática *Anthoceros* (fig. 18-16, *B*).

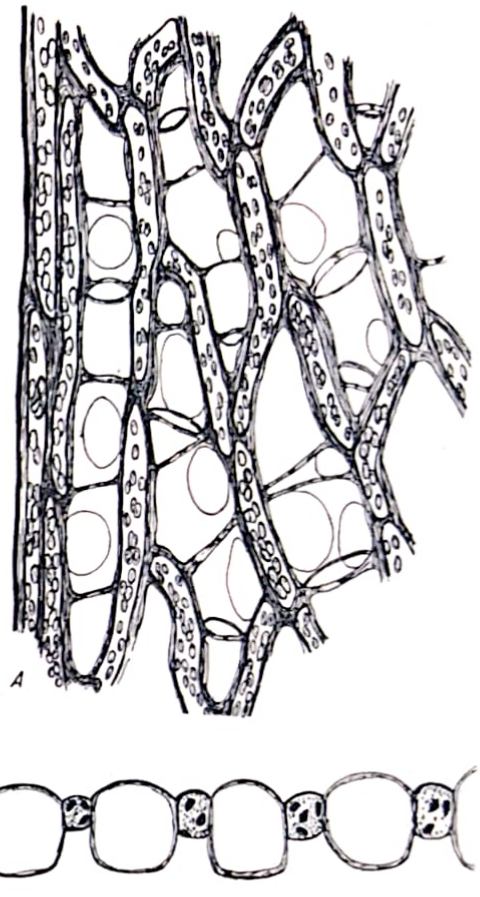


FIG. 18-18. Caracteres estructurales de *Sphagnum*. *A*, aspecto superficial, y *B*, en corte transversal de la estructura celular en los órganos foliformes. *(Dibujado por John Shuman.)*

BRIALES — MUSGOS VERDADEROS

Los musgos constituyen un grupo de pequeñas plantas verdes generalmente terrestres, que gozan de amplia distribución. Algunas de ellas viven en lugares expuestos y más bien secos, como son la superficie de las rocas y los troncos de los árboles. No obstante, muchos de ellos se encuentran en lugares húmedos, y frecuentemente sombreados. Unos pocos aparecen sumergidos en el agua. Rizoides pluricelulares se encargan de sujetar la planta al substrato. Las plantitas de los musgos varían de tamaño desde ejemplares apenas visibles sin la ayuda de una lupa, hasta formas grandes, como el musgo de agua, *Fontinalis*, que alcanza frecuentemente treinta centímetros de longitud. En general son más finos y de-

Escaneado con CamScanner

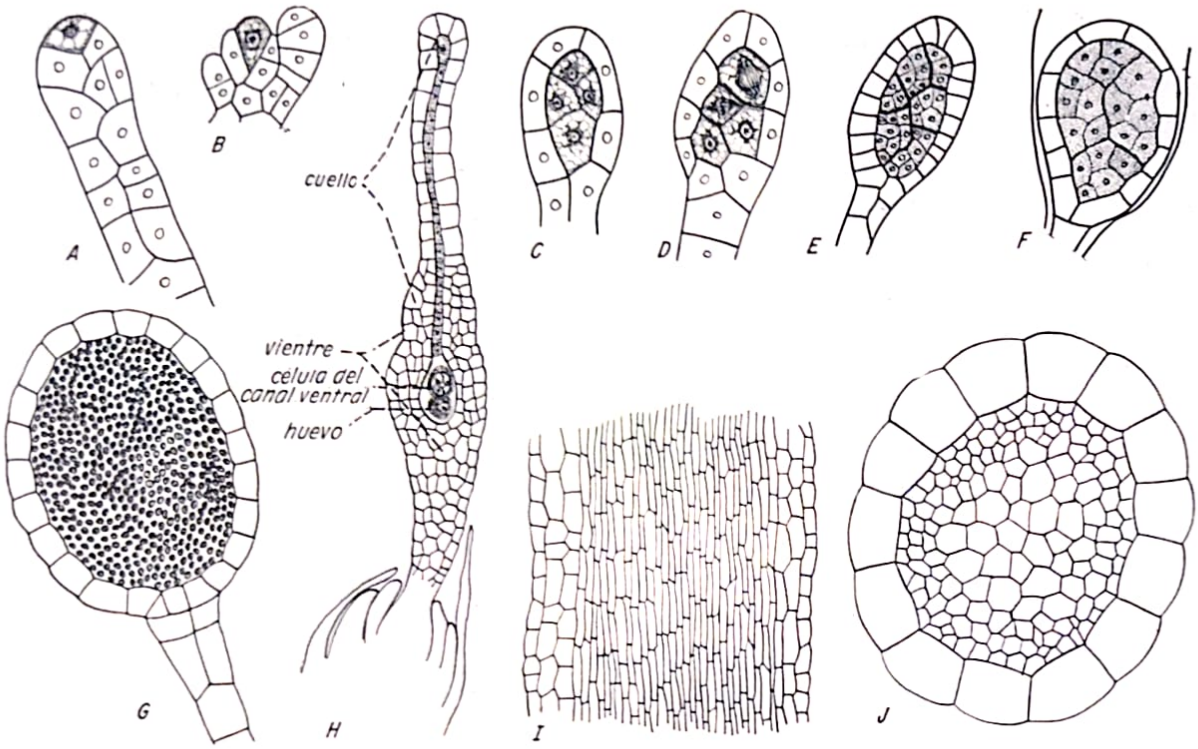


FIG. 18-19. Caracteres estructurales de *Sphagnum*. *A*, *B*, células apicales; *C-F*, estadios del desarrollo de los jóvenes anteridios; *G*, anteridio maduro; *H*, arquegonio maduro; *I*, sección longitudinal, y *J*, transversal del tallo mostrando una ligera diferenciación de los tejidos. *(G, I y J dibujado por Helen D. Hill.)*

licados que las hepáticas talosas y, al propio tiempo, más complejos. Algunos constituyen estructuras erectas simples, mientras que otros están ramificados. Los tipos ramificados pueden presentar un tallo postrado con crecimiento horizontal sobre la superficie del substrato, del cual surgen ramas erguidas. Las plantas de los musgos son de forma algo compleja pareciéndose en ello a las hepáticas foliosas. El eje principal de una muscínea se denomina generalmente «tallo» y sus partes extendidas «hojas». Estas estructuras forman parte de la fase gametofítica 1*N* del ciclo vital y no son homólogos de los verdaderos tallos y hojas de las plantas con flores las cuales son 2*N* y se forman en el esporofito. Los tallos y hojas de las plantas con flores han alcanzado un desarrollo estructural más elevado y presentan una más acusada diferenciación de tejidos que las partes análogas de los musgos. Los tallos y hojas verdaderos ofrecen una epidermis bien diferenciada con estomas y células de cierre. En las hojas y tallos de las plantas superiores se encuentra un sistema vascular que sirve de tejido conductor y de soporte. En cambio, los tallos y las hojas de los musgos carecen de estas estructuras bien desarrolladas.

Los tallos de los musgos están diferenciados en una capa epidérmica, una región cortical de células de membranas delgadas, en su mayoría isodiamétricas, y de un núcleo central compuesto de células de membranas gruesas de pequeño

diámetro y algo alargadas. La epidermis de los tallos de los musgos carece de estomas. Las células epidérmicas y las del córtex joven son generalmente clorofílicas. Se cree que el núcleo central funciona más bien como tejido de soporte que como tejido conductor. Los tallos de las plantas de los musgos, que pueden ser ramificados o indivisos, aumentan de tamaño gracias a la actividad de una sola célula apical que raras veces suele presentar dos y más frecuentemente tres, caras cortantes. Células apicales semejantes se encuentran también en los puntos de crecimiento de las ramas. En sus fases jóvenes, la posición de las hojas está determinada por el tipo de célula apical que se halla en el ápice del tallo. Una célula apical con dos caras cortantes determina que las hojas aparezcan dispuestas en dos filas. La célula apical triédrica da origen a la disposición radial de las hojas, que aparecen dispuestas en tres filas.

Al desarrollarse la planta, las hojas tienden a perder sus posiciones definidas pudiendo no aparecer ya dispuestas en filas verticales. No obstante, todos los tipos de tres filas conservan su disposición radial. La estructura y complejidad de las hojas de los musgos varían en las diferentes clases de los mismos. En algunos las hojas poseen únicamente una capa de células semejantes que constituyen el limbo. Generalmente se encuentra un nervio medio de varias capas de células. Los musgos, con hojas delicadas de estructura sencilla, crecen generalmente en lugares húmedos y sombríos. Otros musgos, que se encuentran frecuentemente en lugares secos, presentan hojas compuestas por muchas capas de células con diferenciación de tejidos.

La fase gametofítica. La planta de musgo adulta, que constituye la parte más visible de todo el ciclo vital, es normalmente de constitución 1*N*. Estas plantas son estructuras gametofíticas, pero no representan a todo el gametofito. Las ***estructuras*** *producidas durante la* ***fase gametofítica*** comprenden: 1) las *meiosporas;* 2) el *protonema* formado a partir de la germinación de una meiospora; 3) los *gametóforos* erectos, formados a partir de las yemas del protonema; 4) los *órganos sexuales* o gametangios, anteridios y arquegonios, y 5) sus *gametos*, espermatozoides y huevos, producidos en la planta de musgo. El ***protonema,*** o primer filamento, es una formación filamentosa poco visible. El protonema se desarrolla de dos maneras; una que crece postrada sobre la superficie del substrato o a veces es ligeramente aérea y que está com-

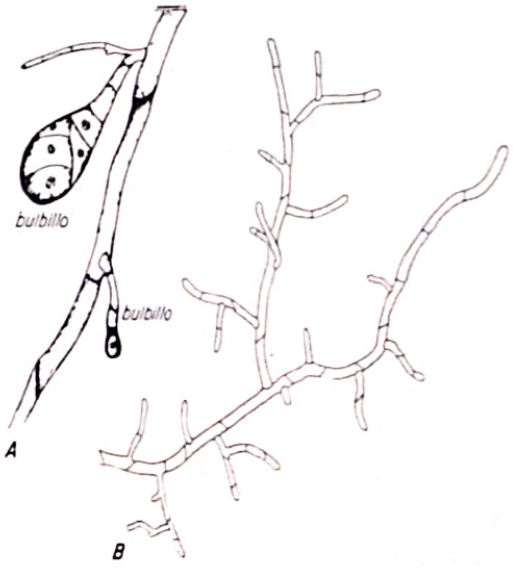


FIG. 18-20. Protonema del musgo. *A*, con bulbillos; *B*, hábito general de crecimiento.

Escaneado con CamScanner

puesta de células cilíndricas cortas, cada una de ellas con núcleo, cloroplastos y citoplasma. La segunda forma penetra en el substrato y en ella las células tienden a perder la clorofila, y las membranas celulares son de color pardusco. Con el tiempo, las membranas transversales del protonema asumen una posición oblicua y toda la estructura adquiere carácter rizoidal (fig. 18-20, *B*).

Las plantas foliosas de musgo se desarrollan a partir de las yemas formadas en el protonema. Por consiguiente, estas plantas pueden considerarse como ramas erectas muy desarrolladas del protonema. En un solo protonema pueden desarrollarse varias yemas, lo cual explica en parte que los musgos aparezcan formando matitas.

Después de que se han formado las plantas foliosas erguidas, el protonema puede desaparecer o persistir. En las bases de las plantas de los musgos se forman rizoides septados que se parecen al protonema. Los rizoides sirven para sujetar la planta al suelo y para absorber la humedad y substancias minerales en él contenidas. Los órganos sexuales o gametangios se forman en el ápice de la planta o en los extremos de sus ramas. Este rasgo y el hecho de que surjan del protonema postrado sugiere que las plantas foliosas de los musgos son en realidad gametóforos, homólogos de los gametóforos erectos que se forman en los talos de *Marchantia*.

Los órganos sexuales. Los órganos sexuales o gametangios (figs. 18-22, 18-23), se forman terminalmente, bien en el eje principal del gametóforo o en sus ramas laterales. Algunas especies son hermafroditas, con ambas clases de gametangios sobre la misma planta, bien juntos o ligeramente separados. Otras especies son dioicas con los órganos masculinos o microgametangios, y los femeninos o macrogametangios en plantas separadas. Éstas pueden denominarse plantas masculinas o anteridiales y femeninas o arquegoniales. En algunas especies las plantas masculinas y femeninas pueden ser muy diferentes y fácilmente reconocibles en una primera ojeada (fig. 18-21).

El mecanismo de dehiscencia del anteridio consta generalmente de una o dos células grandes que forman un casquete en su ápice. Cuando un anteridio maduro está húmedo, las membranas celulares absorben la humedad y se hinchan. La presión en el interior de las membranas celulares, incluidas las células mayores con el casquete, puede llegar a ser lo suficientemente elevada para romper las células del casquete o sus conexiones con las células adyacentes, quedando libre de este modo la masa de espermatozoides.

Fecundación. La fecundación o singamia se realiza en los musgos cuando un espermatozoide haploide o microgameto se fusiona con el huevo haploide o macrogameto, formándose de esta manera el cigoto diploide. Puesto que esta unión señala el comienzo de la fase diploide o esporofítica, constituye uno de los puntos críticos en el ciclo reproductor. Un estímulo para el crecimiento después de la fecundación se manifiesta en el desarrollo del embrión, o estadio joven, del esporofito (fig. 18-24).

Escaneado con CamScanner

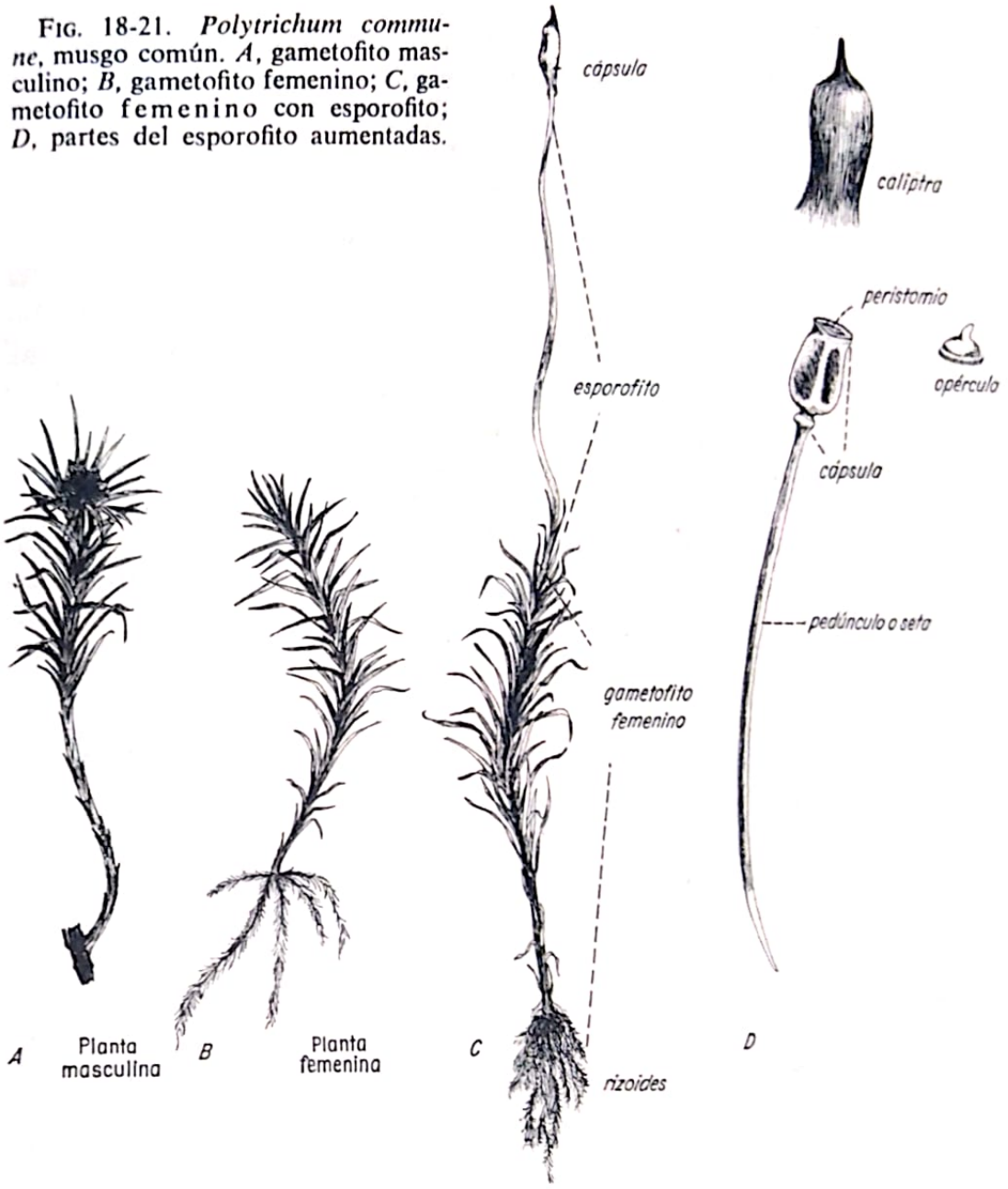


FIG. 18-21. *Polytrichum commune*, musgo común. *A*, gametofito masculino; *B*, gametofito femenino; *C*, gametofito femenino con esporofito; *D*, partes del esporofito aumentadas.

La fase esporofítica. El cigoto formado en el momento de la fecundación es la primera célula de la estructura diploide o esporofítica. La primera división del cigoto es transversal respecto al eje longitudinal del arquegonio. Ésta va seguida por otras divisiones que finalmente forman células apicales en ambos extremos, superior e inferior, del embrión alargado (fig. 18-24). El desarrollo temprano del esporofito es en buena parte consecuencia de las divisiones celulares y del crecimiento de las células resultantes. Puesto que el cigoto está localizado en el arquegonio, todos los primeros estadios del desarrollo embrionario se realizan dentro del vientre del mismo. Al aumentar de tamaño el embrión, el crecimiento de los tejidos del arquegonio queda también estimulado, existiendo un agrandamiento correspondiente del vientre.

Escaneado con CamScanner

El esporofito maduro. El ulterior desarrollo del embrión determina la formación del esporofito maduro con su característica diferenciación estructural y celular. El esporofito maduro consta de: 1) un ***pie*** incluido en el viejo gametóforo sujetándole al ápice de éste; 2) un ***pedúnculo*** alargado o ***seta***, conectando el pie con 3) la ***cápsula*** o caja de las esporas, que corona la formación. El pie presenta únicamente una ligera diferenciación de tejidos, hallándose incluido en el ápice del gametóforo. El agua y las substancias minerales en ella disueltas, necesarias para la vida y el crecimiento del esporofito, son absorbidas a partir de los tejidos gametofíticos. El pedúnculo o *seta* presenta una mayor diferenciación que el pie. Un cordón central bien delimitado de células pequeñas de membrana delgada puede conducir agua, pero no se trata de un verdadero cordón vascular. Una capa de células de paredes gruesas que pueden hacer las veces de un tejido de sostén rodean al cordón central.

En el extremo distal del esporofito se halla una caja esporífera o cápsula. Las cápsulas de los musgos pueden presentar diferentes formas; pueden ser

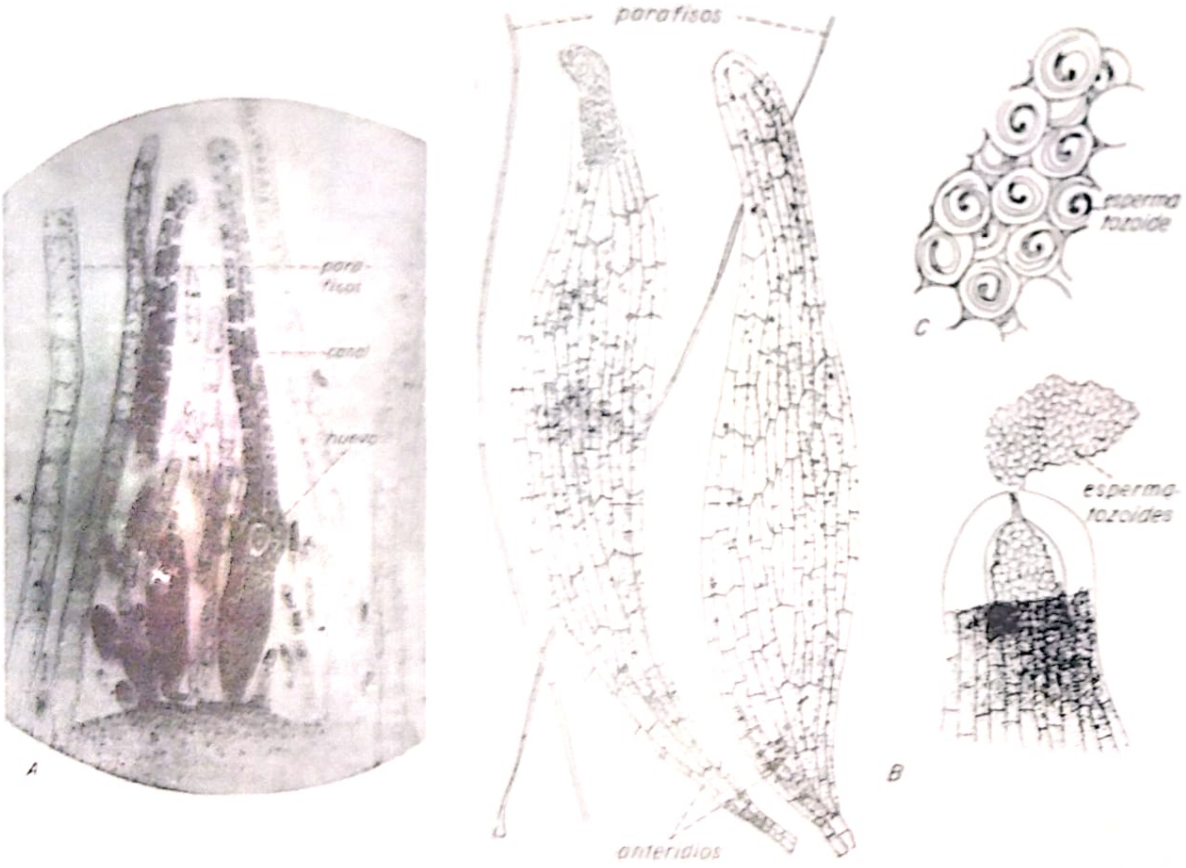


FIG. 18-22. Organos sexuales del musgo común. *A*, mostrando el arquegonio con el huevo y el largo canal; *B*, *izquierda*, dos anteridios y parafisos, *derecha*, extremo de anteridio aumentado para mostrar la salida de los espermatozoides; *C*, espermatozoides biciliados aumentados.

casi esféricas, piriformes o aplanadas. Algunas tienen forma ovoidal alargada y muchas son cortas y cilíndricas. Su sección transversal es circular. Su posición puede ser erguida, parcial o totalmente invertida y colgante del ápice del pedúnculo. Estructuralmente, la cápsula consta de una porción superior en forma de urna, la ***teca***, donde se forman las esporas, y frecuentemente de una porción basal, estéril, agrandada, la ***apófisis.*** Una cubierta apical en forma de casquete se denomina el ***opérculo.*** Esta estructura, aparte del mecanismo de dehiscencia, toma su nombre de una especie de casquete que llevaban algunos soldados romanos. En la base del opérculo se halla un anillo de células formando un anillo o ***annulus,*** constituido por dos clases de células. Las que se hallan en la parte superior están modificadas por gruesos espesamientos en las membranas, mientras que las situadas por debajo y en la unión del opérculo con la teca son de membranas delgadas. Las células situadas alrededor de la parte superior de la teca están igualmente engrosadas. Una región de células con membranas delgadas, entre ambos anillos de células gruesas, forma una línea de menor resistencia entre el opérculo y el resto de la cápsula. Al madurar ésta, las células de membrana delgada se desecan y rompen y, de este modo, el opérculo queda suelto; finalmente cae, abriéndose de este modo la cápsula.

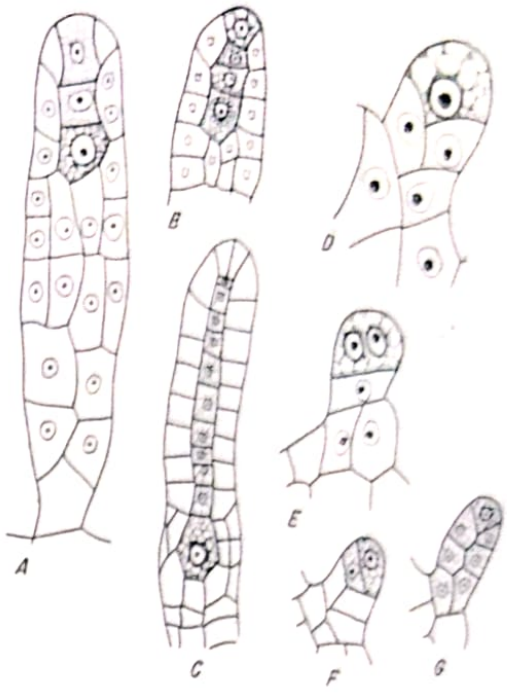


FIG. 18-23. Diferentes estadios del desarrollo de los órganos sexuales del musgo. *A, B,* jóvenes arquegonios; *C,* arquegonio maduro; *D-G,* fases tempranas del desarrollo de los anteridios.

Por debajo del opérculo existe un anillo de estructuras pluricelulares puntiagudas denominadas ***dientes.*** En conjunto los dientes constituyen el denominado ***peristoma,*** que recibe este nombre debido a su posición alrededor de la boca de la cápsula. El peristoma está constituido por una o más filas de dientes en número variable. El número y estructura de los dientes se utilizan como caracteres para la determinación de los géneros y especies de los musgos. Durante los períodos de humedad los dientes se doblan hacia dentro, tendiendo a cerrar la boca de la cápsula, mientras que cuando están sometidos a condiciones secas lo hacen hacia fuera abriendo la cápsula.

A consecuencia de la naturaleza higroscópica de los dientes, las esporas son expulsadas en tiempo seco cuando las condiciones para la diseminación son las más apropiadas.

Escaneado con CamScanner

En los musgos existe generalmente una cubierta adicional denominada ***caliptra,*** que recubre el ápice de la cápsula por fuera del opérculo. La caliptra no es propiamente parte del esporofito, sino que está formada por el ensanchamiento del viejo arquegonio. Al iniciar su crecimiento el cigoto situado en el vientre del arquegonio, los tejidos del arquegonio también crecen. Durante las primeras fases del desarrollo, el crecimiento de la caliptra corre parejas con el del esporofito, y durante algún tiempo el esporofito y el arquegonio aumentan proporcionalmente. No obstante, al final, los tejidos del esporofito aventajan a los del arquegonio. La tensión establecida de este modo determina la ruptura del arquegonio por su base. Así liberado, el viejo arquegonio, que ahora se denomina caliptra, es empujado como si se tratase de una cubierta apical de la cápsula del esporofito (fig. 18-21). Mientras que todo el esporofito está constituido por tejidos diploides, la caliptra, originada por el arquegonio, lo está por tejido haploide.

Diferenciación de tejidos en la cápsula. Existe en la cápsula una notable diferenciación de tejidos. Está recubierta por una capa epidérmica bien delimitada con estomas y células de cierre, semejantes a los de las plantas supe-

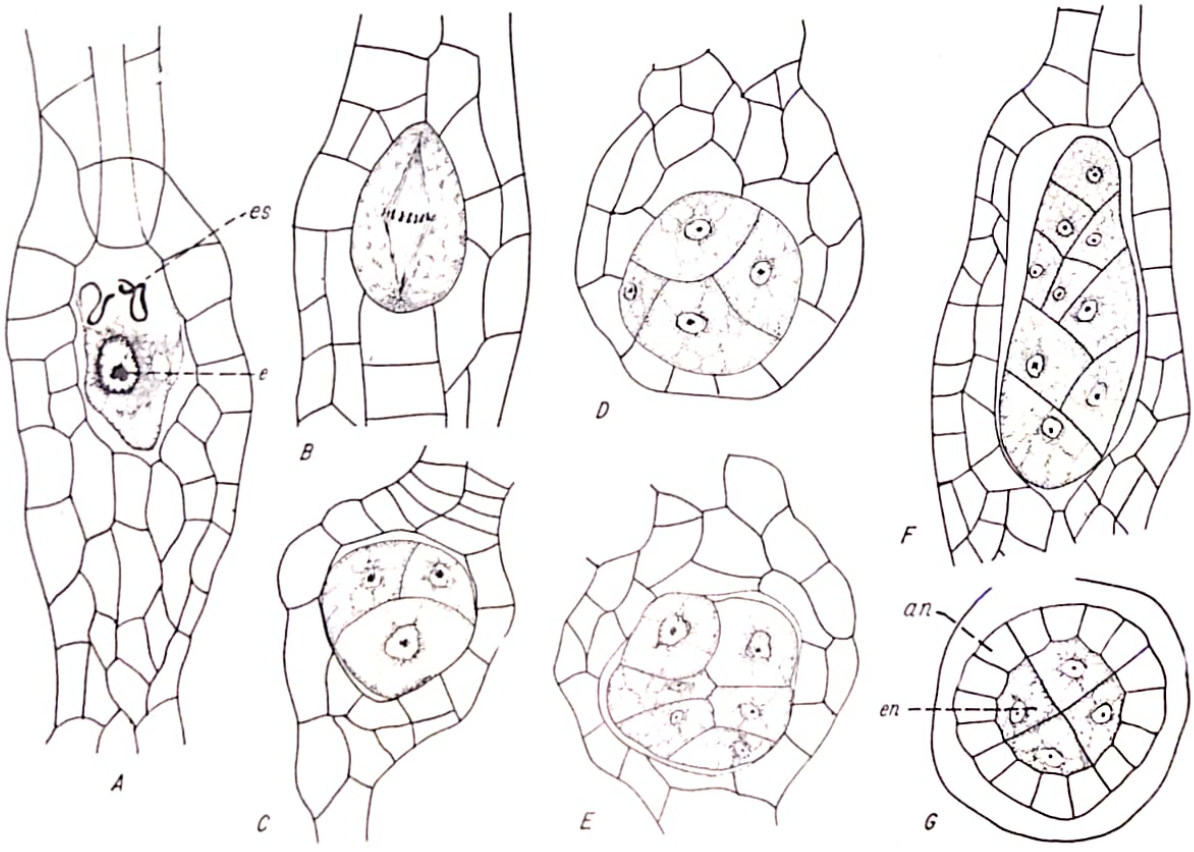


FIG. 18-24. Desarrollo del esporofito de un musgo. *A*, fase temprana de la fecundación; *e*, huevo, *es*, espermatozoides; *B-F*, fases del desarrollo del esporofito; *G*, corte transversal de una cápsula joven, mostrando el anfitecio, *an*, y el endotecio, *en*.

Escaneado con CamScanner

riores. Los estomas comunican con grandes cavidades intercelulares en la cápsula, como ocurre en las plantas superiores. Inmediatamente por debajo de la epidermis se encuentra una región, de un espesor de dos o más capas de células, que forma la pared de la cápsula. La apófisis es una masa de tejido estéril que aparece frecuentemente como un ensanchamiento bulboso de la porción inferior de la cápsula. El tejido clorofílico y con estomas abunda en esta parte de la cápsula, aunque no esté limitado a esta región. En las cápsulas de algunos musgos existen columnas radiales de células clorofílicas que se inician en la apófisis extendiéndose por arriba hacia la cápsula. Dentro de ésta se distinguen dos porciones, un grupo interno de tejidos, el ***endotecio***, y otro grupo externo, el ***anfitecio.*** Estas porciones se diferencian durante el desarrollo del embrión. El endotecio consiste en una masa central o núcleo de tejido, la ***columela,*** y una capa esporígena cilíndrica, el ***arquesporio,*** rodeándola. El anfitecio forma las capas exteriores de la cápsula (fig. 18-24, *G*).

La meiosis y la formación de las meiosporas. Al desarrollarse la cápsula, en la capa esporígena se forman finalmente grandes cantidades de esporocitos. Cada uno de estos esporocitos sufre la meiosis, formando un cuarteto de meiosporas. Durante la maduración de las esporas, que constituyen las primeras células de una nueva fase gametofítica, desarrollan gruesas membranas antes de ser expulsadas. Al alcanzar la cápsula su madurez, se encuentran grandes cantidades de esporas formando una masa cilíndrica o en forma de barril rodeando los restos de la columela central.

Multiplicación vegetativa o somática. Los musgos poseen diversos métodos de multiplicación. El protonema se ramifica considerablemente y forma numerosas yemas que desarrollan plantas de musgo foliosas. La descomposición de las partes viejas del protonema determina la separación de estas plantas como unidades independientes. También pueden formarse en el protonema pequeños bulbillos. Éstos constituyen estructuras en reposo, que perpetúan al organismo a través de períodos generalmente desfavorables para el crecimiento vegetativo (fig. 18-20, *A*). En muchas plantas de musgo se forman pequeñas yemas pluricelulares verdes. Cuando éstas caen al suelo pueden desarrollar nuevas plantas. Se parecen a las yemas producidas en los talos de *Marchantia*. Estructuras protonémicas secundarias pueden desarrollarse de casi todas las partes de la planta de musgo. Se desarrollan a partir de los tallos, de los rizoides y de otras partes. Experimentalmente se ha logrado inducir artificialmente la producción de protonemas a partir de estructuras diploides o esporofíticas. Estos protonemas tenían el número diploide de cromosomas y finalmente desarrollaban gametóforos diploides, portadores de órganos sexuales con gametos diploides. La fusión de estos gametos diploides o $2N$ dio lugar a esporofitos $4N$ o tetraploides.

Escaneado con CamScanner

Escaneado con CamScanner

Impresiones de hojas fósiles de *Sphenophyllum* y de una Cicadofilical de la era paleozoica.

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tocha 250-Magdalena

19. Plantas vasculares; grupos inferiores

El desarrollo de un sistema vascular se considera como uno de los mayores progresos en la evolución del reino vegetal. Ello no constituye únicamente un desarrollo estructural, sino que presenta gran importancia fisiológica y ecológica, por estar relacionado con la capacidad de los vegetales para vivir en habitats terrestres. El grupo más primitivo de vegetales con sistema vascular es al propio tiempo el más primitivo que puede considerarse definitivamente como terrestre.

Las Traqueofitas comprenden vegetales vasculares fósiles y vivientes de las subdivisiones *Psilópsidas*, *Licópsidas*, *Sfenópsidas* y *Pterópsidas*.

PLANTAS VASCULARES INFERIORES

Psilópsidas. Plantas semejantes a Psilotum.

Orden Psilofitales. Las plantas vasculares más antiguas de los períodos silúrico y devónico. Todas las formas están extinguidas en la actualidad.

Orden Psilotales. Dos géneros vivientes parecidos a las *Psilofitales* fósiles.

Escaneado con CamScanner

Licópsidas. Licopodios y plantas parecidas.

Orden Lepidodendrales. Florecieron como formas arbóreas en los bosques carboníferos. Todas ellas extinguidas en la actualidad.

Orden Licopodiales. Los miembros vivientes son plantas pequeñas agrupadas en sólo dos géneros.

Orden Selaginelales. Grupo de plantas relativamente pequeñas incluidas en un solo género con numerosas especies tropicales, subtropicales y de regiones templadas. En muchos aspectos se parecen a las Lepidodendrales fósiles.

Sfenópsidas. Plantas con hojas cuneiformes y formas similares.

Orden Calamitales. Grupo de formas arbóreas gigantes muy características de los bosques carboníferos. Todas ellas extinguidas.

Orden Sfenofilales. Pequeñas plantas fósiles con hojas en forma de cuña, de la era paleozoica.

Orden Equisetales. Grupo de plantas vivientes generalmente pequeñas, con representantes fósiles de gran tamaño.

Pterópsidas. Helechos y formas análogas.

Clase Filicinas.

Orden Ofioglossales. Plantas vivientes semejantes a los helechos.

Orden Filicales. Helechos comunes con muchos géneros vivientes que comprenden tipos ancestrales fósiles de la era mesozoica y que se extienden hasta el período carbonífero de la era paleozoica.

Las Pterópsidas comprenden asimismo a las plantas vasculares superiores (gimnospermas y angiospermas), que serán consideradas en el capítulo siguiente.

Tamaño e importancia relativos del gametofito y del esporofito. Las estructuras desarrolladas durante la fase esporofítica de todos los miembros de las Traqueofitas son más aparentes y viven durante más tiempo que los de la fase gametofítica. El esporofito constituye el cuerpo vegetal conocido de todas las Traqueofitas, siendo el gametofito relativamente pequeño, de estructura sencilla y, en las formas superiores, de proporciones microscópicas. El esporofito de las Traqueofitas se halla diferenciado generalmente con raíces, tallos y hojas verdaderos, y con un tejido vascular bien desarrollado en todas sus partes. Algunos miembros primitivos del grupo pueden carecer de raíces y de hojas bien desarrolladas. En todos los casos, el esporofito produce esporangios y meiosporas como resultado de la meiosis.

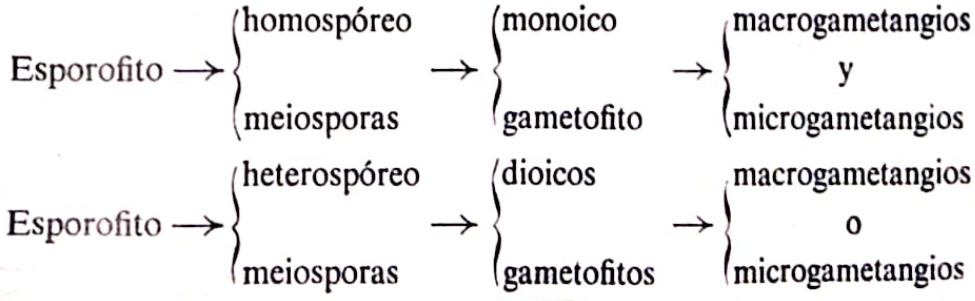
Esporangios y meiosporas. El esporangio de las plantas vasculares es el lugar o estructura donde tiene lugar la meiosis. Más específicamente, es el lugar donde los esporocitos, o células madres de las esporas, se dividen meióticamente para formar grupos de cuatro meiosporas, denominadas tetradas. En

Escaneado con CamScanner

las plantas vasculares más primitivas, e incluso en las más avanzadas, los esporangios se forman sobre los tallos; es decir, son de origen ***caulinar.*** En otras plantas vasculares, generalmente más avanzadas, los esporangios están asociados con las hojas ***(foliares),*** y estas hojas portadoras de esporangios se denominan ***esporófilas.*** Los esporangios pueden hallarse ampliamente dispersos sobre una planta o bien pueden disponerse en un lugar y estructura limitados, denominada ***estróbilo*** o ***cono.***

Además del hecho de que los esporangios puedan hallarse sobre los tallos y las hojas, hay dos tipos fundamentales de esporangios importantes en las plantas vasculares, el ***eusporangio*** y el ***leptosporangio.*** El eusporangio se encuentra en muchas plantas vasculares y se desarrolla a partir de varios esporangios iniciales. Al alcanzar la madurez ha constituido ya una cubierta esporangial de varias capas celulares de espesor. El leptosporangio se forma a partir de un solo esporangio inicial, y en la madurez su cubierta o pared esporangial está constituida por una sola capa de células. El leptosporangio se encuentra únicamente en algunos de los helechos más avanzados, denominados comúnmente helechos leptosporangiados. Las plantas que producen un solo tipo de meiosporas se denominan ***homospóreas;*** mientras que las que producen dos se denominan ***heterospóreas.***

Gametangios y gametos. En la mayoría de las plantas vasculares los gametangios son unisexuales y producen una sola clase de gametos. Los gametos masculinos (microgametos o espermatozoides) se forman en anteridios. En las plantas vasculares inferiores los gametos femeninos (macrogametos o huevos) se forman en el interior de arquegonios. Los gametofitos productores de gametos que se desarrollan a partir de homosporas son plantas independientes que no quedan retenidas dentro de la caja de esporas originaria. Los gametofitos (tanto macro como microgametofitos) que se desarrollan a partir de heterosporas, permanecen, por lo general, recluidos dentro de la caja de esporas original. Típicamente, el gametofito formado a partir de una homospora (exospora) es ***monoico*** y por tanto portador de anteridios y arquegonios, mientras que los gametofitos procedentes de heterosporas (endosporas) son ***dioicos*** y en ellos los gametangios masculinos y femeninos se forman en gametofitos masculinos y femeninos separados.



Escaneado con CamScanner

PERIODOS GEOLÓGICOS DE LA HISTORIA DE LA TIERRA

(Los períodos más antiguos en la parte inferior; las cifras indican las duraciones aproximadas de los períodos en millones de años)

Era	Período	Epoca	Animales y Plantas predominantes	Principales acontecimientos
Cenozoica 75	Cuaternario 1	Reciente	animales recientes: hombre plantas recientes	origen de las plantas cultivadas; expansión del hombre.
		Pleistoceno 1	mamíferos; aves; hierbas	extinción de muchas plantas y animales; glaciaciones.
	Terciario 74	Plioceno 9	mamíferos; aves; plantas herbáceas	aparición del hombre; enfriamiento climático; restricción de la distribución de los vegetales.
		Mioceno 20	mamíferos; aves; angiospermas	retirada de las floras polares; abundancia de carnívoros.
		Oligoceno 10	mamíferos; bosques	primeros antropoides; extensión mundial de los bosques.
		Eoceno 20	herbívoros; angiospermas	herbívoros ramoneadores; plantas tropicales en regiones polares.
		Paleoceno 15	reptiles; mamíferos; angiospermas	aparición de los mamíferos y aves actuales; progreso de las angiospermas.
Mesozoica 180	Cretácico 60		reptiles; gimnospermas	aparición de los antepasados de los mamíferos actuales; disminución de las gimnospermas; aumento de las angiospermas.
	Jurásico 30		dinosaurios; cicadíneas	peces actuales; primeras aves; primeras angiospermas; coníferas comunes; **Ginkgo.**
	Triásico 40		dinosaurios; cicadofitas	primeros mamíferos; escasos tipos de plantas; algunas coníferas.
Paleozoica 295	Pérmico 25		reptiles	intensas glaciaciones; ascensión de los vertebrados terrestres; escasos tipos de plantas; primeras cicadas y coníferas.
	Pensilvaniano (Carbonífero superior) 25		flora del carbón	insectos primitivos; primeros reptiles; grandes bosques y pantanos carboníferos; gimnospermas primitivas.
	Misisipiano (Carbonífero inferior) 25		anfibios; licopodios; equisetos; helechos con semillas	vida marina abundante; vegetación exuberante.
	Devónico 45		peces; primeras plantas terrestres	la edad de los peces; primeros anfibios; extensa flora terrestre de plantas vasculares.
	Silúrico 35		animales marinos; algas marinas	vida marina; primeros fósiles de plantas terrestres.
	Ordoviciense 65		animales marinos; algas marinas	múltiples corales fósiles; braquiópodos; estrellas de mar; primeros vertebrados.
	Cámbrico 75		invertebrados; algas marinas	predominio de los trilobites; vegetales desconocidos.
Proterozoica 900			invertebrados marinos; bacterias; algas	primeras algas fósiles; primeros animales fósiles; gusanos; crustáceos.
Arqueozoica 500			organismos unicelulares	carencia de fósiles; rocas ígneas; escasas rocas sedimentarias.

FIG. 19-1. Cronología geológica.

Escaneado con CamScanner

PSILÓPSIDAS — PLANTAS SEMEJANTES A PSILOTUM

Las ***Psilópsidas***, que constituyen el grupo más antiguo y más primitivo de plantas vasculares, incluyen el orden Psilotales, representado por plantas vivientes, y el orden extinto de las Psilofitales, fósiles de los períodos silúrico y devónico (fig. 19-1). En general, las Psilópsidas son tipos primitivos de plantas sin raíces y hojas verdaderas, aun cuando determinados apéndices expansionados del tallo funcionen como órganos fotosintéticos. Las protostelas son características de las estructuras vasculares, pero algunas especies vivientes tienen sus tallos aéreos sifonostélicos. Las lagunas foliares, típicas de las plantas vasculares superiores, faltan en las Psilópsidas. En estas plantas primitivas los esporangios se hallan situados terminalmente sobre los tallos.

FIG. 19-2 Paisaje de finales del devónico. Los árboles más bajos con ramas verticiladas son *Calamites*; el árbol grande, en primer término, es *Archaeosigillaria*; y el árbol con frondas foliosas, a la derecha, es un helecho con semillas. *(Cortesía del Chicago Natural History Museum.)*

Escaneado con CamScanner

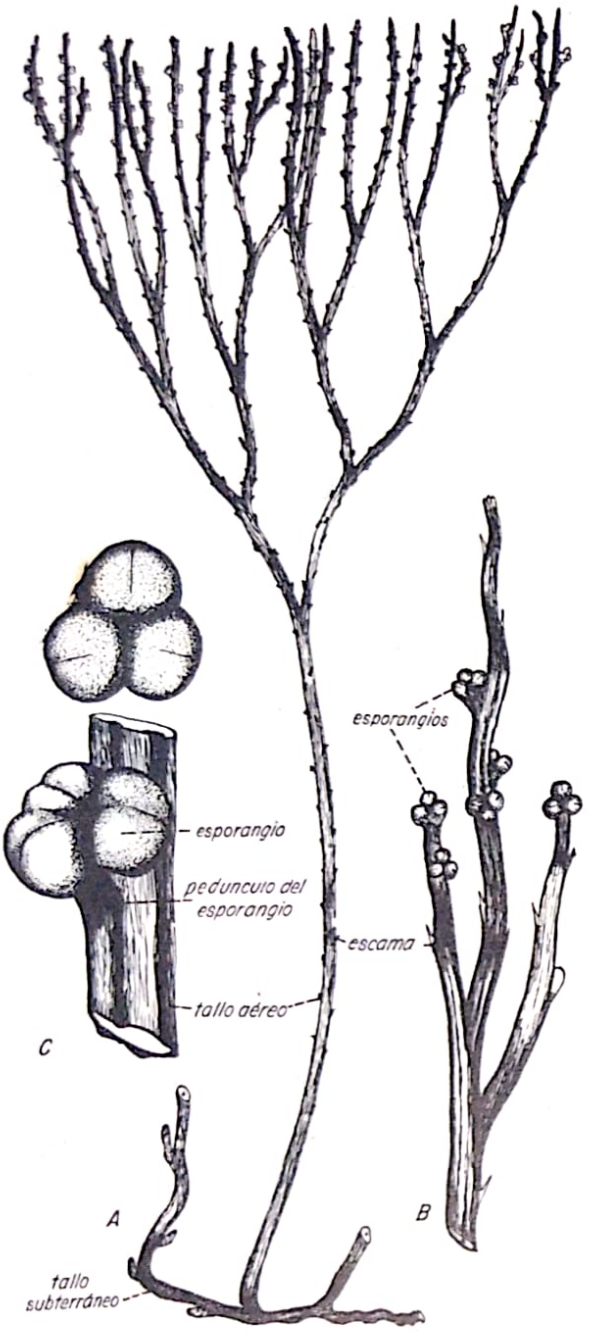


FIG. 19-3. *Psilotum*, planta vascular primitiva. *A*, hábito de la planta, con tallo subterráneo, carente de raíces y tallo aéreo dicotómicamente ramificado provisto de numerosas hojas escamosas y esporangios trilobulados; *B*, extremos de las ramas aumentados, con hojas escamosas y esporangios; *C*, esporangios trilobulados sujetos al tallo; la figura de la parte superior muestra la línea de dehiscencia en cada lóbulo.

PSILOTALES

El orden Psilotales tiene dos géneros vivientes en la actualidad. *Psilotum* y *Tmesipteris*. Estas plantas son de especial interés porque se parecen más estrechamente que cualesquiera otras plantas vivientes a los miembros paleozoicos de las Psilofitales. *Psilotum* se encuentra en las regiones tropicales y subtropicales de ambos hemisferios. Es una pequeña planta herbácea y perenne, carente de raíces y de verdaderas hojas. Vive epífita y como planta terrestre. El cuerpo vegetal esporofítico consta de un rizoma irregularmente ramificado y de brotes aéreos, erguidos, verdes (fig. 19-3, *A*). Los tallos aéreos están provistos de costillas. Anatómicamente, el tallo consta de epidermis, córtex, endodermis y de una estela exarca en forma de estrella. El xilema radial y el floema rodean a una región parenquimática central, la cual, en los tallos viejos, se convierte en un esclerénquima duro, de membranas gruesas. El tallo de *Psilotum* se considera como protostélico en la región del rizoma, tendiendo a sifonostélico en las partes erguidas.

Los tallos aéreos de *Psilotum* poseen ramas cortas, cada una de ellas portadora de un esporangio terminal. Los esporangios son generalmente trilobulados, subtendidos por la rama estéril del apéndice (fig. 19-3, *B*, *C*). *Psilotum* es homospóreo. Se multiplica vegetativamente por medio de yemas formadas sobre el rizoma o tallo subterráneo. *Tmesipteris* se encuentra en Australia, Nueva Zelanda y en las islas del Pacífico. Generalmente lleva vida

epífita, pero puede ser terrestre. El tallo consta de un rizoma y de partes aéreas, que pueden ser flexuosas y colgantes. Los tallos aéreos de *Tmesipteris*, como los de *Psilotum*, llevan hojas que son, no obstante, mayores, más extendidas y verdes. Los esporangios de *Tmesipteris* son bilobulados y alargados, ocupando posición terminal en ramas cortas laterales de los apéndices del tallo. Esta planta es también homospórea.

Los gametofitos de las Psilotales son aéreos o subterráneos, cilíndricos, ramificados, y están habitados por un hongo micorriza, como los gametofitos de *Lycopodium* y de las ofioglossales. Tanto los gametofitos de *Psilotum* como los de *Tmesipteris* se parecen a los rizomas del esporofito tanto por su tamaño como por su forma. Desprovistos de clorofila, son de color pardo, hallándose recubiertos por rizoides. Los órganos sexuales, tanto anteridios como arquegonios, se forman en todas las superficies del mismo talo. Los anteridios son formaciones superficiales semejantes a los del helecho común leptosporangiado. Los espermatozoides son pluriflagelados. Los arquegonios se desarrollan con las porciones basilares de los vientres hundidas, mientras que los cuellos, cortos, sobresalen de la superficie del tejido del talo. Algunas observaciones indican que la fila axial del arquegonio puede reducirse a dos células del canal del cuello y a una única célula ventral. Parece que la célula central puede hacer las funciones de huevo.

Se han indicado algunos casos de presencia de traqueidas, floema y endodermis en el gametofito de *Psilotum*. Determinadas investigaciones citológicas sugieren que el gametofito de *Psilotum* es diploide y el esporofito es tetraploide. Las grandes semejanzas entre el rizoma esporofítico y el gametofito, así como la presencia de tejido vascular en el gametofito son consideradas por algunos como apoyo de la teoría homóloga de la alternancia (véase el capítulo 14).

LICÓPSIDAS — PLANTAS SEMEJANTES AL LYCOPODIUM

Las Licópsidas comprenden a la vez formas extinguidas, conocidas únicamente por sus restos fósiles, y formas actuales. Entre las plantas clasificadas como Licópsidas existe diversidad de tamaño, forma y métodos de reproducción, indicativa de la falta de relaciones estrechas. El orden fósil de las Lepidodendrales, con sus grandes tipos dendroides, y los órdenes vivientes de las Licopodiales y Selaginelales son representativos de las Licópsidas. Los miembros de la línea de las Licópsidas poseen raíces y hojas, lo que constituye un avance respecto las Psilópsidas. A pesar de que las hojas se hallan presentes, éstas son generalmente pequeñas y no hay lagunas foliares o rupturas asociadas a ellas en el cilindro vascular de las Licópsidas. Las protostelas son características de las Licópsidas pero en algunos tipos fósiles y en determinados miembros vivientes se han hallado sifonostelas. Los esporangios se forman tanto a partir

Escaneado con CamScanner

de la superficie superior o adaxial de las esporofilas como, en algunos casos, del tallo en las proximidades de la axila de la hoja. Los estróbilos o conos, formados por un tallo o rama que constituye el eje y por esporófilas agregadas, son característicos de las Licópsidas fósiles y actuales.

Los miembros de las Licópsidas fueron las plantas predominantes en la flora del carbón del período carbonífero de la era paleozoica (fig. 19-1). Los dos géneros más importantes de este período fueron *Lepidodendron* y *Sigillaria* (fig. 19-2). *Lepidodendron* fue un árbol erguido dicotómicamente ramificado; se han encontrado algunos ejemplares que midieron hasta 30 m de altura. Sus hojas eran lineales, o en forma de aguja, de unos 15 a 18 cm de longitud, dispuestas en forma espiralada y con gran densidad alrededor del tallo. Las cicatrices características dejadas por estas hojas al desprenderse, a las cuales obedece el nombre de *Lepidodendron* (*lepidos* significa «escama» y *dendron* significa «árbol»), pueden observarse todavía en los fósiles conservados. A diferencia del género viviente *Lycopodium*, al que se parecían algo por su forma, algunas de las especies de las Lepidodendrales fueron heterospóreas. En este aspecto se parecieron más al género viviente *Selaginella*.

Sigillaria difería de *Lepidodendron* por su aspecto general y por la escasez general de ramas, por un tronco más corto y más afilado y por el modo de originarse las esporofilas. El nombre de *Sigillaria* deriva del latín *sigillum*, que significa «sello», aludiendo al aspecto de la cicatriz dejada por las hojas al desprenderse. Las especies de *Sigillaria* figuraron probablemente entre los árboles más corpulentos del período Carbonífero. Sus troncos llegaron a alcanzar casi los dos metros de diámetro. Estos troncos, como los de *Lepidodendron*, presentaban una capa de corcho de extraordinario espesor. Hojas rígidas erectas recubrían por completo las partes jóvenes del tallo. En contraste con la disposición espiralada de las hojas de *Lepidodendron*, las de algunas especies de *Sigillaria* estaban dispuestas en filas verticales.

Clasificación de las licópsidas

Clase Lycopodinae:

Orden Lepidodendrales	Formas fósiles
Orden Licopodiales	Formas vivientes
Orden Selaginelales	Formas vivientes
Orden Isoetales	Formas vivientes

Licopodiales

El orden Licopodiales es muy reducido, estando compuesto únicamente por dos géneros vivientes en la actualidad, *Lycopodium* y *Phylloglossum*. Las diferentes especies de *Lycopodium* se hallan diseminadas por las zonas subtropi-

Escaneado con CamScanner

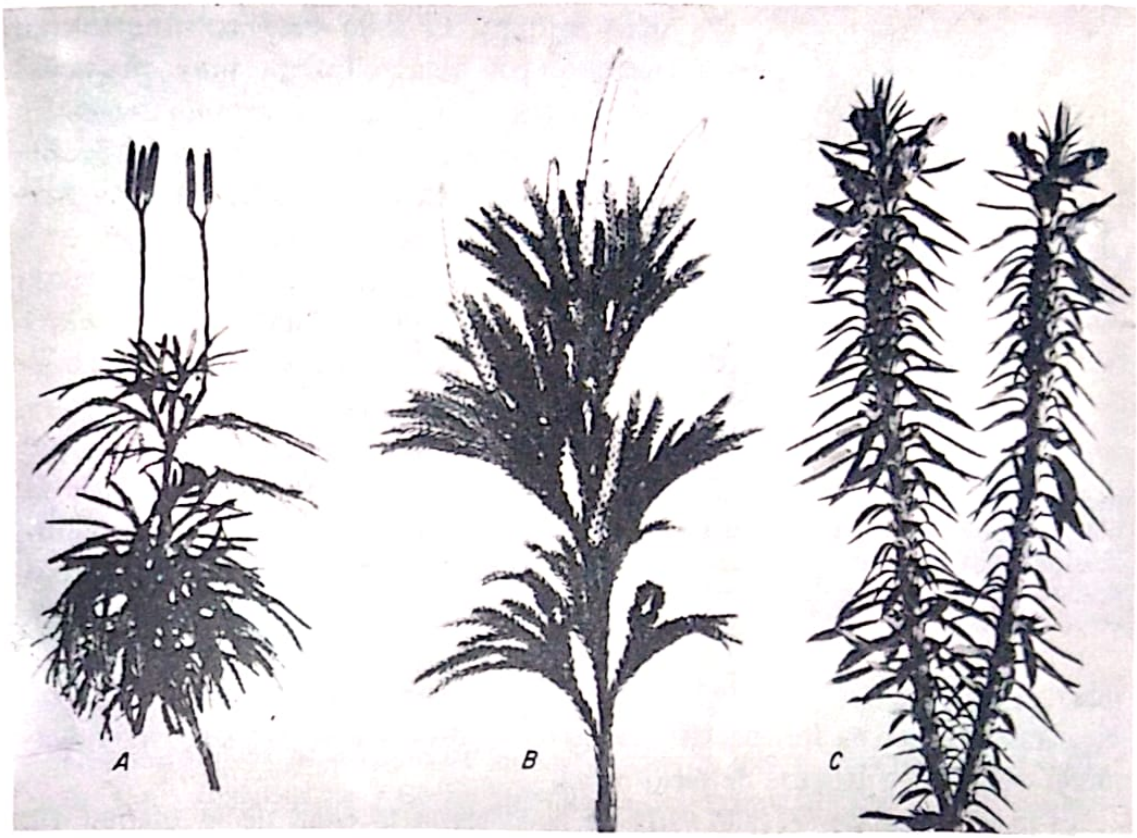


FIG. 19-4. Esporofitos de tres especies de *Lycopodium*. *A*, *L. complanatum*, con esporofilas agrupadas en estróbilos pedunculados; hojas escamosas; *B*, *L. obscurum*, con estróbilos sésiles y hojas escamosas reducidas; *C*, *L. lucidulum*, con grandes bulbillos y esporangios en las axilas de las hojas superiores. *(Fotografías A y B por Homer Grove.)*

cales y templadas y la única especie de *Phylloglossum* es oriunda de Australia y Nueva Zelanda. Las plantas de *Lycopodium* son perennes, siempre verdes, de tamaño relativamente pequeño, y en las regiones templadas son de escaso porte o rastreras. En las regiones subtropicales más cálidas muchas especies de *Lycopodium* son epífitas sobre los árboles. Debido a su forma, estructura y escaso porte, las especies de *Lycopodium* se conocen vulgarmente en los Estados Unidos con los nombres de «pino terrero», «pino rastrero», «abeto del Canadá terrero», «musgos mazudos» y, debido a su amplio uso por las Navidades, «verdes de Navidad». La traducción del término *Lycopodium* es «pie de lobo», nombre común poco empleado. El término de «musgo mazudo» es algo inapropiado, puesto que estas estructuras esporofíticas no son en modo alguno comparables con los verdaderos musgos ni guardan ninguna estrecha relación con los pinos y los abetos del Canadá, que son plantas con semillas. En algunas regiones de Méjico, donde algunas especies de *Lycopodium* viven epífitas sobre los árboles, se denominan comúnmente «riscos».

Lycopodium. *Estructuras esporofíticas.* El esporofito de *Lycopodium* consta siempre de un tallo plurirramificado que en algunas especies es erecto y en

Escaneado con CamScanner

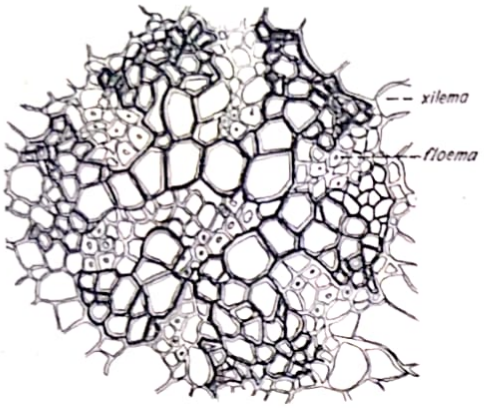


FIG. 19-5. *Lycopodium*, sección transversal del centro del tallo; las células de membrana gruesa pertenecen al xilema; las células con membranas delgadas, entre las masas del xilema, constituyen el floema.

otras rastrero. El tallo está recubierto por completo por hojas elípticas muy pequeñas insertas por medio de una amplia base. En algunas especies, todas las hojas del año llevan en sus axilas esporangios simples más bien grandes. En otras especies estas esporofilas son menores y carecen del color verde de las hojas del follaje, estando agrupadas de manera compacta, constituyendo un ***estróbilo*** alargado o cono (fig. 19-4). Cada esporangio se origina en una fila de varias células que ocupan una posición transversal cerca de la base de la hoja (fig. 19-6). Al lograr la madurez, el esporangio consta de un pedúnculo y de una cápsula de muchas capas, cuya parte central está constituida por una gran masa de tejido estéril. Este tejido se denomina ***cojinete subarquesporial.*** Numerosas células madres de las esporas o esporocitos se dividen meióticamente para formar tetradas de meiosporas.

El sistema vascular del tallo varía un poco según la edad de la planta. En las fases jóvenes es una protostela radial (fig. 19-5). En los tallos algo más viejos la estela se deshace en haces aislados de disposición irregular. El esporofito presenta un rasgo de desarrollo de categoría superior constituido por la presencia de un órgano que se desarrolla de toda una mitad del huevo fecundado y que recibe el nombre de suspensor. Es comparable con el suspensor de las plantas con semillas. El otro único miembro de las plantas vasculares inferiores que desarrolla un suspensor es *Selaginella*.

Estructuras gametofíticas. *Lycopodium* es homospóreo. Sus gametos son muy poco aparentes y se cuentan entre los ejemplares botánicos más raros. En algunas especies son completamente subterráneos, careciendo de clorofila, mientras que en otros están parcialmente enterrados pero desarrollan una corona de tejido verde (fig. 19-7). Interiormente, albergan a un hongo endofítico.

Los anteridios y arquegonios se desarrollan en el ápice o corona del gametofito (fig. 19-8).

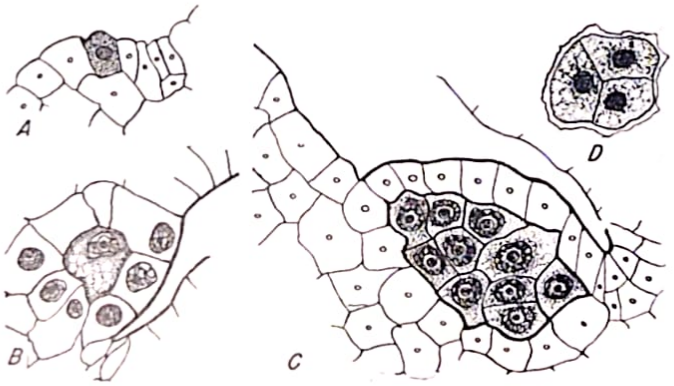


FIG. 19-6. Diversas fases del desarrollo del esporangio de *Lycopodium*. *A*, esporangio inicial; *B*, *C*, esporangio en vías de desarrollo; *D*, tétrada de meiosporas.

Escaneado con CamScanner

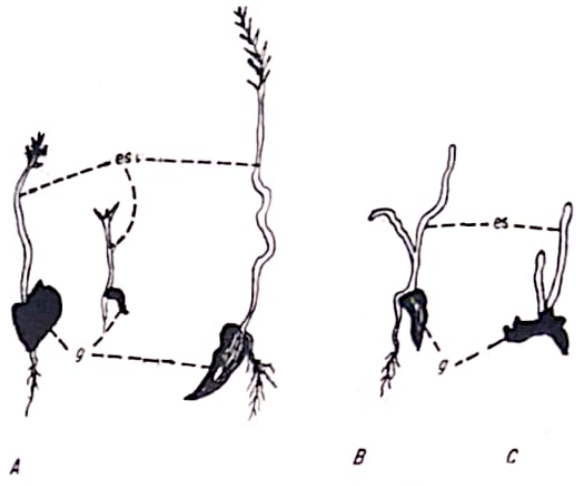


FIG. 19-7. Gametofitos de *Lycopodium*, *g*, con esporofitos jóvenes sujetos, *es*. *A*, *L. selago; B, L. complanatum; C, L. clavatum.*

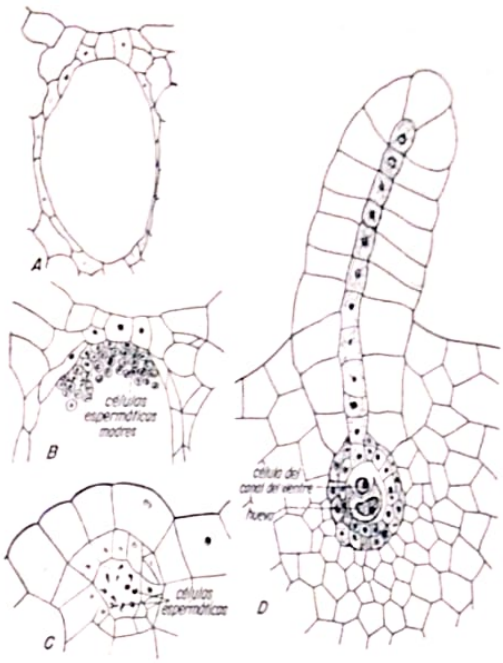


FIG. 19-8. Detalles de los gametangios de *Lycopodium*. *A-C*, anteridios; *D*, arquegonio.

Los anteridios se forman de la misma manera que el esporangio. En la madurez, los anteridios de *Lycopodium* son estructuras relativamente grandes, hundidas en los tejidos del talo, y producen muchos espermatozoides biflagelados arrollados, en vez del tipo pluriflagelado característico de *Equisetum* y de los helechos.

Los arquegonios son generalmente grandes con largos cuellos que llegan a tener de diez a catorce y aún más células del canal del cuello. Los gametofitos de algunas especies de *Lycopodium* forman arquegonios de cuello corto con sólo una o unas pocas células del canal del cuello. En la madurez, las partes basales de los arquegonios están hundidas en el talo, pero los cuellos sobresalen ligeramente por encima de la superficie. Un rasgo característico de los gametofitos de *Lycopodium* lo constituye su lento desarrollo después de la germinación muy diferida de las esporas, que pueden tardar tres o más años en germinar.

El embrión. El embrión de *Lycopodium* se desarrolla a partir de la célula huevo fecundada o cigoto en el vientre del arquegonio. La primera división del cigoto es transversal respecto al largo eje del arquegonio, formándose así una célula superior o externa y otra inferior o interna. El embrión propiamente dicho se desarrolla a partir de la célula inferior, mientras que la superior, denominada el ***suspensor***, permanece sin realizar ninguna función. Los esporofitos jóvenes de *Lycopodium* que se desarrollan lentamente a partir del embrión permanecen sujetos al viejo gametofito durante un tiempo muy considerable (figura 19-7). Finalmente, el gametofito se desintegra.

Phylloglossum. Esta planta, que reúne algunos rasgos primitivos y otros bastante avanzados, está formada por un tallo tuberoso portador de hojas simples. En el ápice del tallo se forma un estróbilo o cono de esporofilas sencillas.

Escaneado con CamScanner

La planta coincide con *Lycopodium* en ser homospórea. Los gametofitos producidos por las esporas son de tipo primitivo, pareciéndose a los de algunas especies de *Lycopodium*. *Phylloglossum*, con su sifonostela anfifloemática, muestra un desarrollo anatómico superior al de *Lycopodium*. Los rasgos primitivos de *Phylloglossum* son el tallo tuberoso, la homosporia y los gametofitos tuberosos. Caracteres avanzados son la sifonostelia y la producción de un estróbilo.

Selaginelales

Todos los miembros vivientes de las Selaginelales pertenecen a un único género, *Selaginella*, posiblemente con unas 600 especies.

Selaginella. Numerosas especies de *Selaginella* se encuentran en los trópicos, pero tan sólo unas pocas extienden el área del género por las regiones templadas más frías. Las especies de *Selaginella* están probablemente emparentadas con *Lycopodium*, difiriendo de ella principalmente por ser heterospóreas.

Estructuras esporofíticas. El esporofito adulto de *Selaginella*, aunque algo similar al de *Lycopodium*, es generalmente más delicado (fig. 19-9). Los tallos

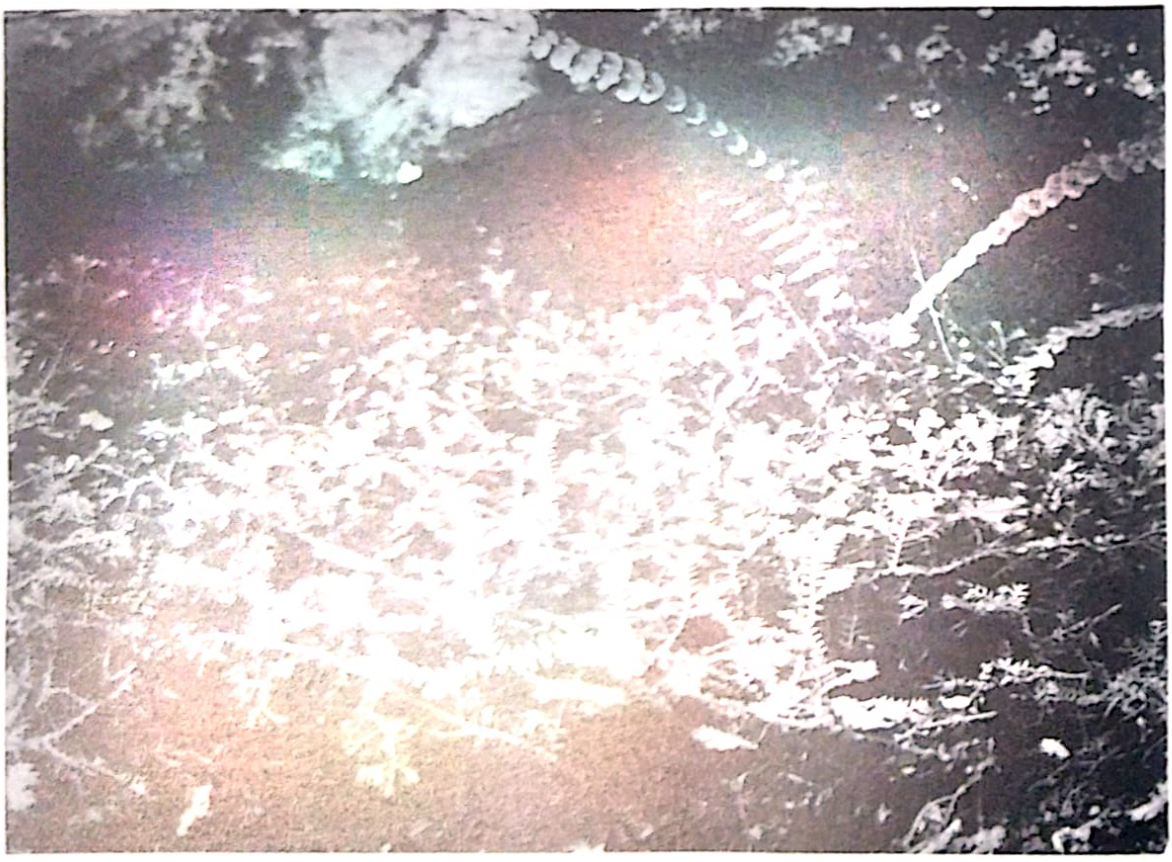


FIG. 19-9. Colonia de *Selaginella*.

Escaneado con CamScanner

son, en muchos casos, postrados o sólo semierectos y a veces trepadores. El sistema vascular del tallo es generalmente una protostela, aunque en algunas especies sea una sifonostela o una dictiostela. En ausencia de cambium, los haces son de tipo cerrado (fig. 19-10). El protoxylema está formado por traqueidas anulares y espirales. El metaxilema consta principalmente de elementos escalariformes. De pequeño tamaño y estructura sencilla, las hojas se aproximan a la estructura de las hojas de las plantas con semillas. Poseen una epidermis con estomas situados principalmente en la cara inferior de la hoja. A veces el mesófilo está diferenciado en una región en empalizada y un mesófilo esponjoso. En el mesófilo existe generalmente un único haz vascular. En algunas especies hay dos filas de hojas pequeñas sobre la cara superior del tallo postrado y otras dos de hojas mayores, una en cada una de las caras laterales del mismo (fig. 19-11). En la base de cada hoja se halla una pequeña excrecencia membranosa denominada ***lígula*** (fig. 19-13, C). La presencia de la lígula puede retrotraerse a las formas paleozoicas que se cree están emparentadas con *Selaginella* y a la que posiblemente son ancestrales. La presencia de lígula facilita la distinción respecto a *Lycopodium*, que carece de ella. Las raíces de *Selaginella* no forman un sistema extenso, sino que se desarrollan a partir de estructuras únicas, los ***rizomorfos*** o ***rizóforos***, que son posiblemente más semejantes al tallo que a las raíces. Estos rizóforos se forman adventiciamente sobre la cara inferior del tallo postrado y se desarrollan penetrando dentro del suelo o substrato. Las raíces propiamente dichas, pequeñas y fibrosas, se desarrollan en los extremos de los rizóforos.

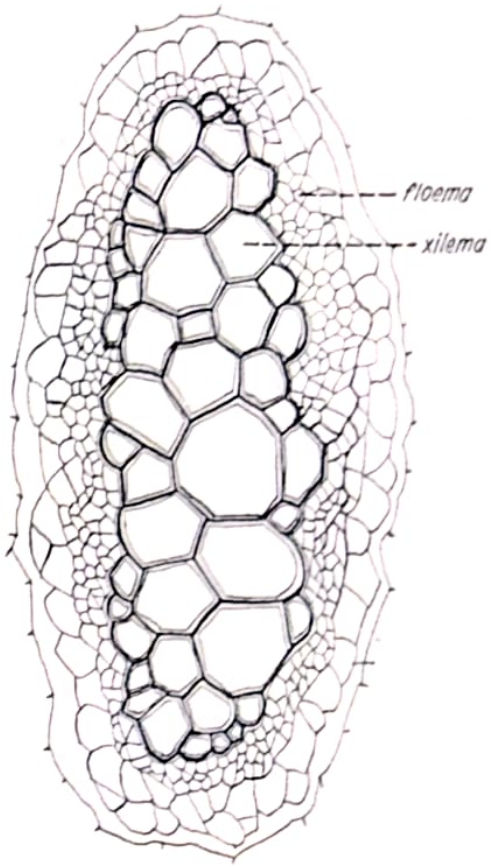


FIG. 19-10. *Selaginella*. Sección transversal a través del tejido vascular del talo, una protostela.

El desarrollo de las estructuras esporofíticas se realiza por medio de células apicales que ocupan los extremos de los tallos y de las raíces (fig. 19-13, *D*). Las células apicales constituyen el meristemo primordial. El crecimiento y diferenciación de los segmentos resultantes de las divisiones de la célula apical son responsables del desarrollo de los tejidos de la raíz y del tallo.

Las esporofilas están agrupadas en conos o estróbilos más o menos definidos situados en los ápices de las ramas (figs. 19-11, *A*; 19-12). En algunas especies estos conos son muy poco aparentes (fig. 19-11), pero en otras las esporofilas

Escaneado con CamScanner

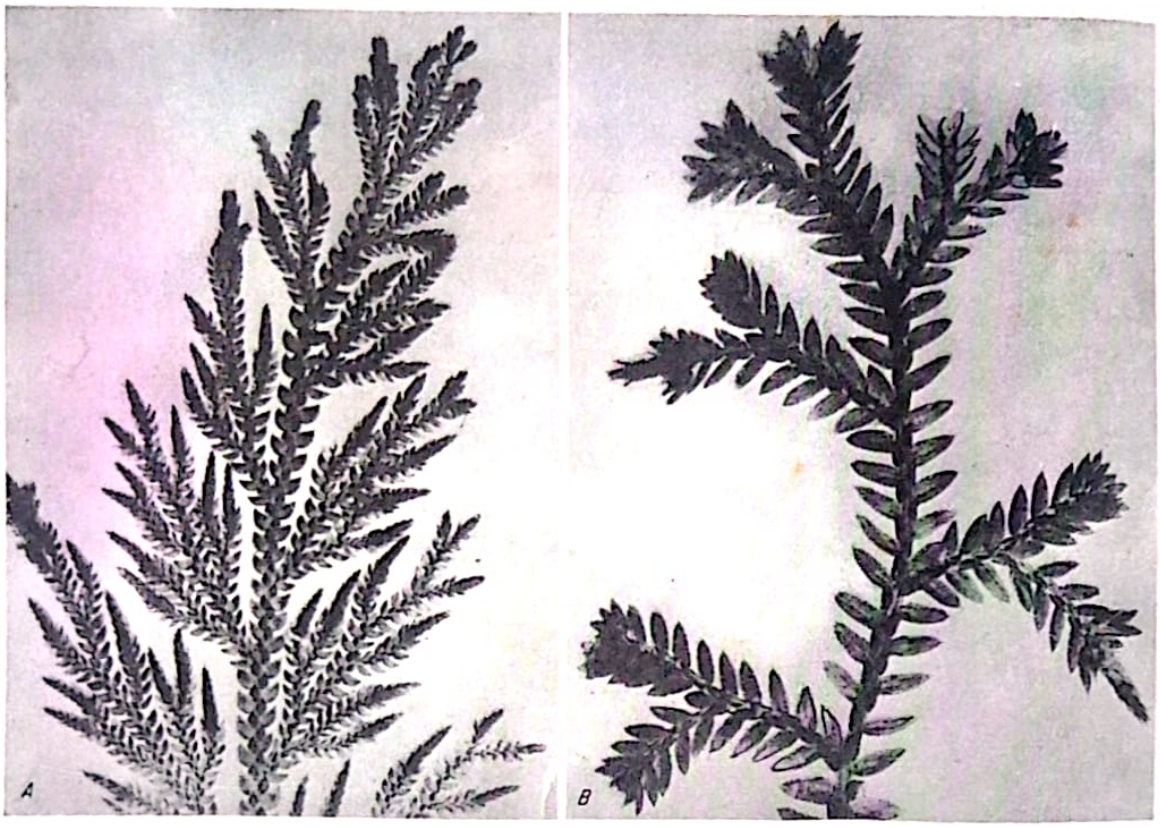


FIG. 19-11. *Selaginella*. *A*, *S. mortensii*, tallos, hojas y conos; *B*, *S. krausiana*, tallos, hojas y conos.

son menores y de color verde menos intenso, estando agrupadas en conos tetragonales muy visibles a pesar de su escaso tamaño. Estos conos presentan dos clases de esporangios, microsporangios y macrosporangios, que producen, respectivamente, numerosas meiosporas pequeñas de color rojo denominadas microsporas y cuatro meiosporas grandes de color amarillo denominadas macrosporas. Por consiguiente, las esporofilas pueden distinguirse en microsporofilas y macrosporofilas.

Los esporangios pueden formarse a partir del tejido del tallo o del tejido de la esporofila (fig. 19-13). Se ha discutido mucho acerca de la posición de las macrosporofilas y de las microsporofilas en el estróbilo. Los macrosporangios y microsporangios pueden presentarse indistintamente en el cono o bien disponerse ordenados de algún modo.

El desarrollo de los microsporangios es eusporangiado. Contienen gran número de células madres de las microsporas, de todas las cuales se originan tetradas de microsporas mediante las divisiones meióticas usuales.

El desarrollo del macrosporangio es idéntico al del microsporangio hasta la fase de la célula madre de las esporas, pero muchas de las células madres de las macrosporas no llegan a formar esporas. De hecho, es generalmente una sola de ellas la que forma una tetrada de esporas. Por consiguiente, siguiendo

Escaneado con CamScanner

los procesos de maduración, no se forman más de cuatro macrosporas en cada esporangio y en ocasiones una, dos o tres de ellas, pueden dejar de desarrollarse, resultando generalmente la formación de una macrospora única.

Estructuras gametofíticas. La producción de dos clases de esporas en las plantas heterospóreas determina la existencia de gametofitos masculinos y femeninos separados, que presentan manifiestas diferencias. En las Licópsidas heterospóreas, los gametofitos masculinos, o microgametofitos, desarrollados a partir de las microsporas, son pequeños, carecen de clorofila, y nunca, en ningún grado, son plantas fisiológicamente independientes. Los gametofitos femeninos, o macrogametofitos, se desarrollan a partir de las macrosporas. Aunque los gametofitos femeninos son también pequeños, son siempre mayores que los masculinos. Poseen clorofila y, en cierto modo, son plantas independientes, aunque no de manera completa.

La germinación y el desarrollo de la microspora de *Selaginella* se realiza totalmente dentro de la membrana de la espora, que no se rompe hasta que el gametofito masculino ha alcanzado ya la madurez. En el proceso de la germinación, la microspora se divide para formar una célula vegetativa muy pequeña y una célula anteridial grande. La única célula vegetativa es homóloga de los talos de otras plantas. La célula anteridial, mediante una serie de divisiones, da lugar a una pequeña masa de células cuya capa externa se diferencia constitu-

FIG. 19-12. Estróbilos, esporangios y esporas de *Selaginella*. *A*, rama con hojas vegetativas y estróbilos con macrosporofilas debajo y microsporofilas encima; *B*, microsporofila con microsporangio; *C*, macrosporofila con macrosporangio tetralobulado; *D*, estróbilo antes del estadio de expulsión; *E*, microspora; y *F*, macrospora, ambas aumentadas pero no a la misma escala. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

Escaneado con CamScanner

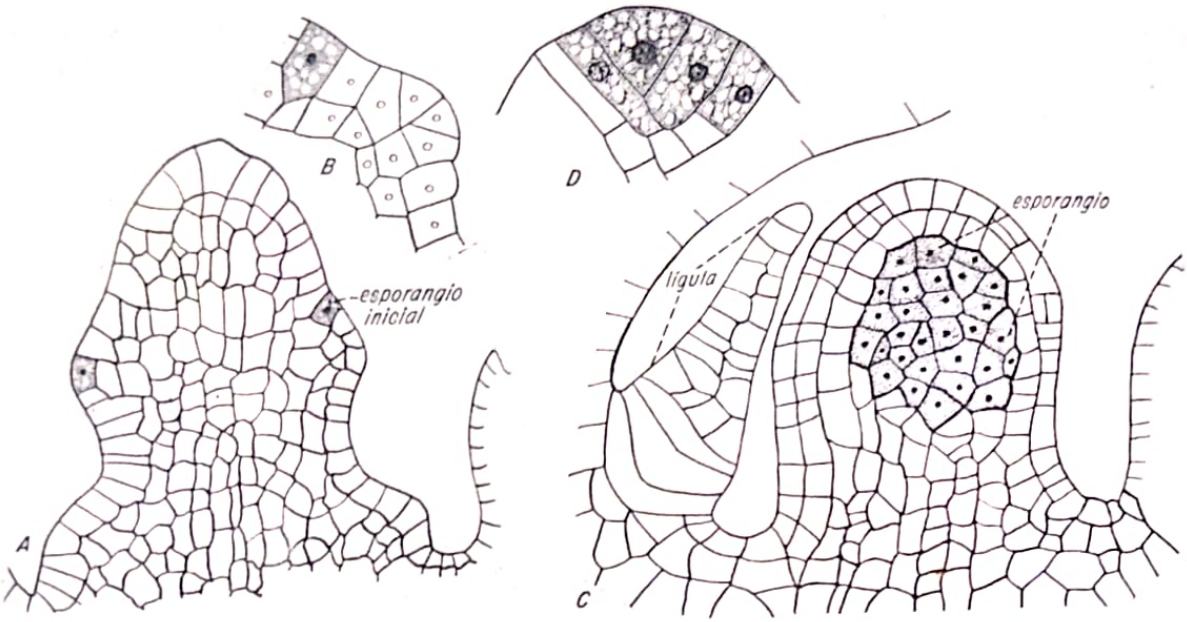


FIG. 19-13. Detalles estructurales de *Selaginella*. *A*, primordio foliar, con esporangio inicial; *B*, esporangio inicial aumentado; *C*, lígula y esporangio joven; *D*, célula apical.

yendo la pared o cubierta del anteridio, mientras que las células interiores originan los espermatozoides. Hasta este momento, el desarrollo tiene lugar dentro de las microsporas. Antes de que los gametofitos masculinos maduren, las

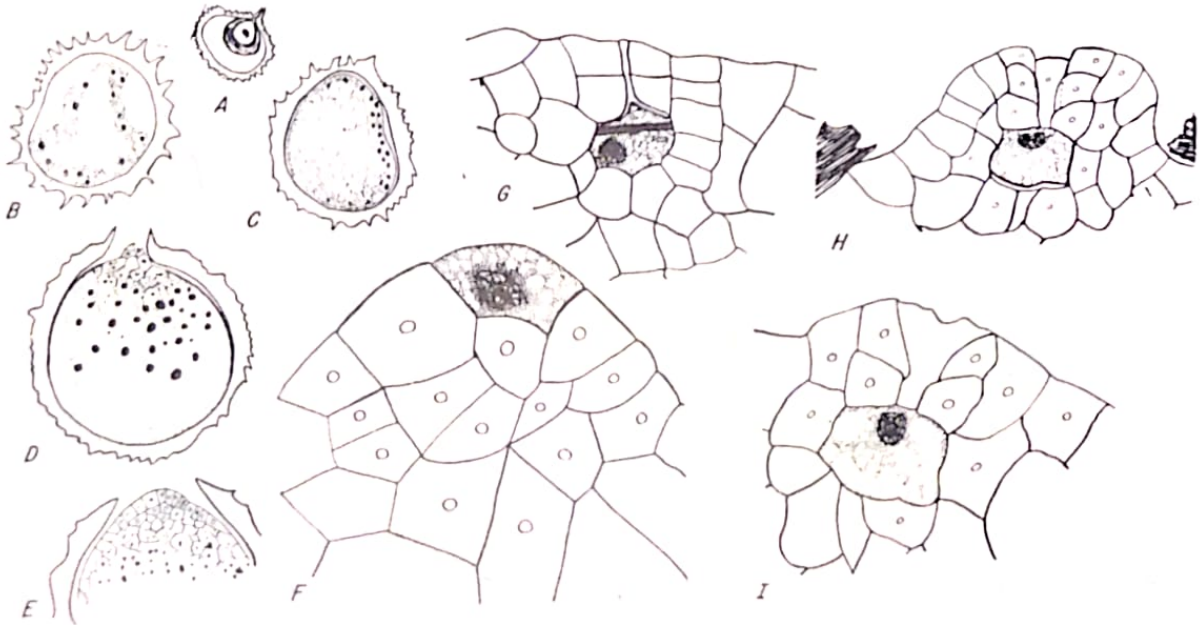


FIG. 19-14. Diferentes estadios del desarrollo del gametofito femenino de *Selaginella*. *A*, macrospora con el único núcleo rodeado por una membrana interna; *B*, núcleos libres desarrollados por división de *A*; *C*, colocación parietal de los núcleos libres; *D*, *E*, desarrollo de tejido en «pico», aumentado en *F* para mostrar la célula arquegonial inicial; *G*, arquegonio con una sola célula del canal del cuello, célula del canal del vientre, y huevo; *H*, *I*, arquegonio maduro con célula huevo.

Escaneado con CamScanner

FIG. 19-15. Habitat de crecimiento de *Isoetes*. *(Fotografía por el Dr. D. A. Kribs.)*

microsporas de color rojo quedan en libertad por ruptura de la pared esporangial. Algunas de ellas se alojan cerca del macrosporangio o incluso dentro de la grieta de la pared del mismo, próximas a los gametofitos femeninos y de los arquegonios. Al madurar los espermatozoides en el anteridio, dentro de la microspora, la membrana de esta última se rompe, quedando en libertad los escasos espermatozoides biflagelados producidos en cada anteridio.

En el desarrollo del gametofito feme-

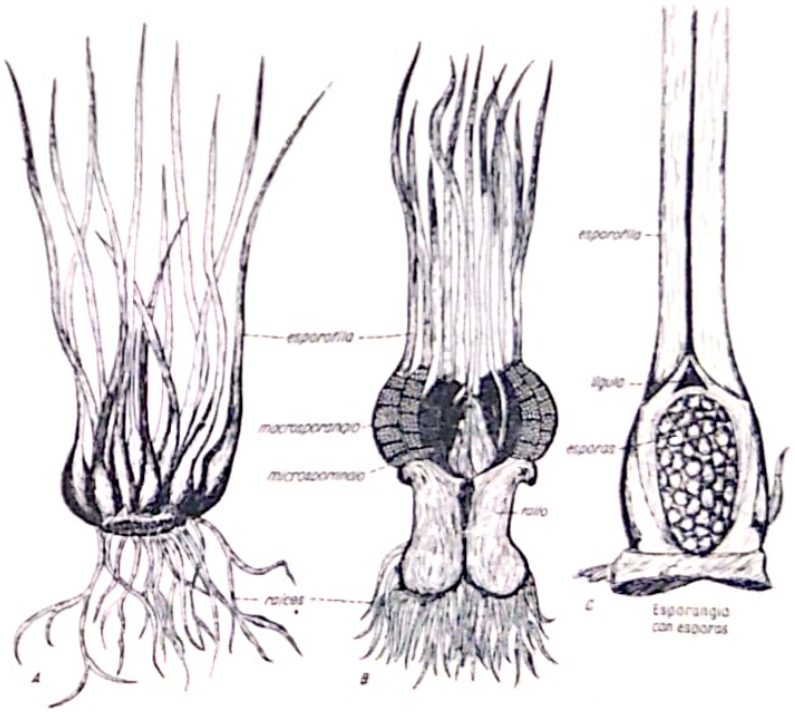


FIG. 19-16. Hojas y esporangios de *Isoetes*. *A*, planta completa, forma general; *B*, sección longitudinal a través de la planta; *C*, sección longitudinal de una esporofila con el esporangio en su base, mostrando las esporas. *(Dibujos por Clyde Shipman.)*

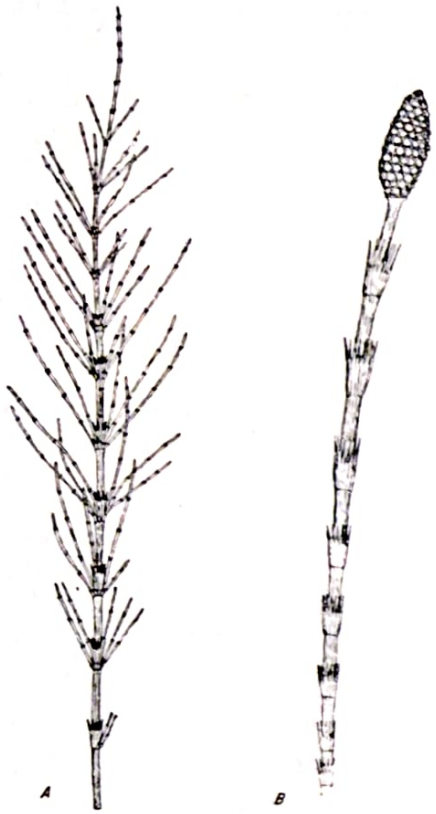


FIG. 19-17. *Equisetum arvense*. *A*, tallo vegetativo estéril; *B*, tallo fértil portador de un cono en el ápice. *(Dibujos por Edna S. Fox.)*

nino, el núcleo de la macrospora se divide muchas veces, formando primeramente una masa de núcleos libres que más tarde se rodean de membranas. En una fase temprana de este desarrollo, que tiene lugar en uno de los extremos de la cavidad de la espora, aparece en el extremo opuesto de la espora una gran vacuola que se supone llena de material alimenticio aceitoso de reserva (fig. 19-14). Finalmente, ésta se convierte en celular.

Hasta este momento, el desarrollo del gametofito femenino pluricelular se realiza por completo dentro de la membrana de la macrospora El aumento de presión dentro de la espora determina el estallido de la misma por el ápice, por donde el gametofito sobresale entonces ligeramente. Los arquegonios se forman en número considerable en esta región. Los arquegonios son estructuras muy reducidas compuestas por una célula huevo, una célula del canal del vientre y una célula del canal del cuello, todas ellas rodeadas por unas pocas células indefinidas que constituyen la pared.

La fecundación se realiza generalmente mientras las macrosporas se encuentran todavía dentro del esporangio.

Fecundación y desarrollo del embrión. Cuando disponen de agua, los espermatozoides liberados del anteridio nadan hacia el arquegonio y descienden por el cuello hacia el huevo, con el que se fusiona uno de ellos, cumpliéndose de este modo la fecundación. La unión del espermatozoide y del huevo inicia el desarrollo de la fase esporofítica y el embrión comienza inmediatamente su desarrollo. Igual que en *Lycopodium*, se forma también aquí un suspensor, pero es mayor, y su desarrollo, al empujar al embrión hacia abajo, contribuye a poner en contacto al joven esporofito con el tejido de reserva situado en la parte inferior del gametofito. El tallo y la hoja embrionarios, se forman pronto, mientras que la tardía aparición de la raíz puede estar correlacionada con la gran cantidad de alimento disponible en el gametofito femenino. En ocasiones, después de que el embrión comienza a desarrollarse, las macrosporas, con los gametofitos en protrusión en ellas contenidos, abandonan al viejo esporangio que va marchitándose. En esta fase, el embrión tiene el aspecto general de las plántulas de los vegetales con semillas. Las raíces del joven esporofito crecen dentro del suelo y la planta comienza una existencia independiente.

Escaneado con CamScanner

Isoetales

El orden Isoetales contiene un único género viviente. *Isoetes*, con más de un centenar de especies y algunas formas fósiles conocidas por *Isoetites*. Por algunos de sus rasgos los miembros de este orden se parecen a *Selaginella* (fig. 19-15). Son heterospóreos y ligulados y sus raíces se forman en rizóforos semejantes a los de *Selaginella* (fig. 19-16). Los gametofitos masculinos y femeninos se asemejan también a los de *Selaginella*. Los espermatozoides son multiflagelados.

ESFENÓPSIDAS — PLANTAS CON HOJAS EN FORMA DE CUÑA

El grupo de las Esfenópsidas incluye el orden extinguido de las Esfenofilales, grupo de plantas pequeñas con hojas cuneiformes, otros varios órdenes de plantas fósiles, y el orden Equisetales con formas fósiles y con el único género viviente *Equisetum*. Entre las Esfenópsidas fósiles figuraban el gigante *Calamites*, del orden Calamitales, que vivió durante el período carbonífero. Estos vegetales fueron generalmente formas arbóreas delgadas, cuya altura alcanzaba frecuentemente de unos 6 a 12 m y cuyo diámetro no excedía generalmente de unos 25 a 38 cm, pero que en ocasiones eran mayores (fig. 19-2). Cualquiera que fuese su tamaño, poseían rizomas subterráneos y tallos aéreos erguidos, articulados, como los de los actuales *Equisetum*. Esfenópsidas fósiles se encuentran en el período devónico, extendiéndose a través de los períodos carbonífero y pérmico, todos ellos pertenecientes a la era paleozoica (fig. 19-1). Formas semejantes a los modernos *Equisetum*, de períodos geológicos más recientes, se han hallado fosilizadas.

Los tallos articulados son característicos de todas las Esfenópsidas. En el grupo se encuentran tanto protostelas como sifonostelas, careciendo característicamente de lagunas foliares. Las hojas son generalmente pequeñas o reducidas, pero fueron mayores en algunos tipos fósiles. Las hojas de las Esfenópsidas se forman generalmente en verticilos en los nudos del tallo aéreo o en sus ramas. Los esporangios se encuentran en estructuras especializadas o apéndices del tallo, denominados esporangióforos, comúnmente agregadas en estróbilos o conos.

Clasificación de las esfenópsidas

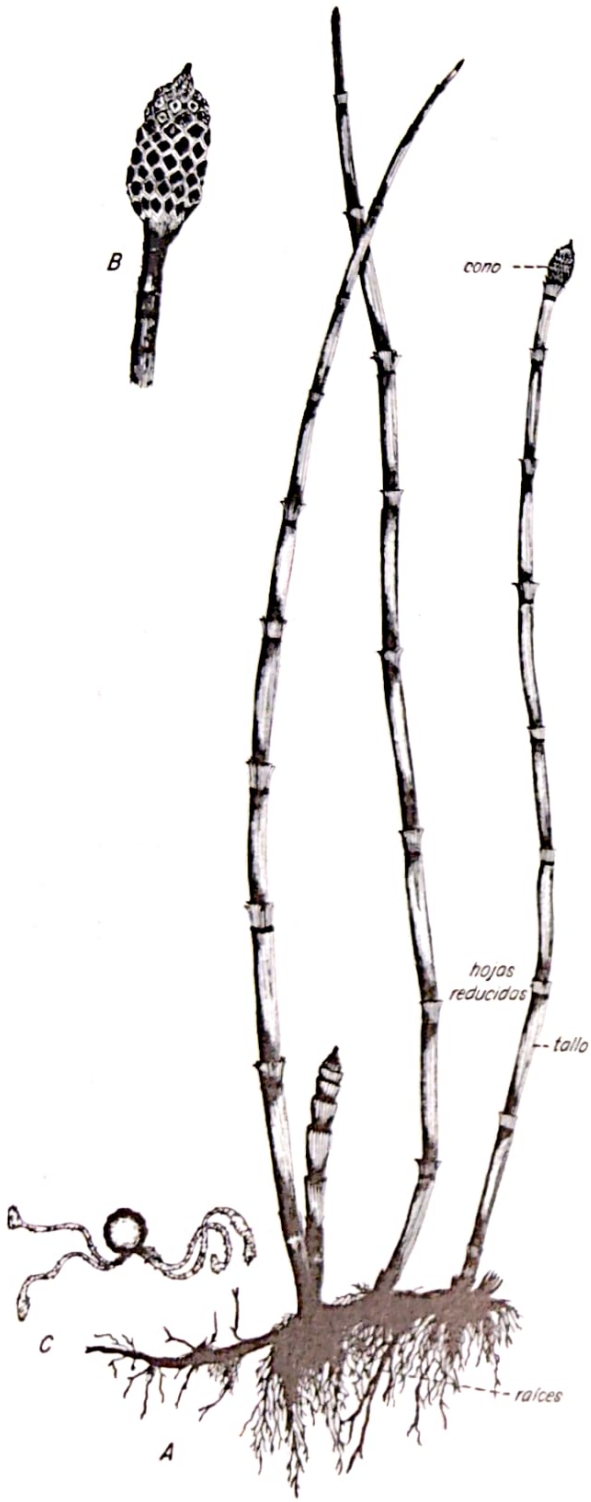
Clase Equisetinae:

Orden Esfenofilales	Formas fósiles
Orden Calamitales	Formas fósiles
Orden Equisetales	Formas vivientes y fósiles

Escaneado con CamScanner

EQUISETALES — «COLAS DE CABALLO»

Los representantes actuales del orden Equisetales, que comprenden unas 25 especies del género *Equisetum*, constituyen un simple resto de un grupo de vegetales que durante un período geológico anterior constituyeron una parte importante de la vegetación mundial. Las especies de equisetos se denominan comúnmente «hierbas para fregar», o «colas de caballo». La primera denominación procede de su empleo para el fregado de utensilios de cocina. El término de «cola de caballo», particularmente aplicable a las formas ramificadas, es equivalente al de *Equisetum*, del latín *equus*, caballo, y *saeta*, cerda. Muchas plantas actuales de *Equisetum* son de pequeña altura con tallos delgados de menos de un metro de altura; si bien los miembros de una especie actual poseen tallos de unos 7 a 9 m de altura, aunque de diámetro no muy superior a los 3 cm.



Estructuras esporofíticas. En algunas especies de *Equisetum* los esporofitos maduros producen tallos aéreos de dos tipos diferentes. Uno de ellos es de vida corta, inramificado, carente de clorofila, y produce esporas en abril o a comienzos de mayo; el otro es estéril, verde, y persiste durante la estación vegetativa (fig. 19-17). En otras especies, existe un solo tipo de tallo aéreo, de color verde y portador de un cono en su ápice (fig. 19-18). Algunas de las ramas aéreas son anuales, mientras que

FIG. 19-18. *Equisetum prealtum*. *A*, esporofito; *B*, detalle del cono, mostrando las esporofilas; *C*, una espora con los elaterios, muy aumentada. *(Dibujos por Elsie M. Mac Dougle.)*

Escaneado con CamScanner

otras persisten durante más de un año. Los tallos pueden tener finas ramas laterales formando verticilos en los nudos, como en *E. arvense*, la cola de caballo común, o pueden carecer de ramificaciones, siendo erectos, con forma de batuta. Todas las especies presentan un desarrollo perenne, extensivo, de tallos subterráneos o rizomas. Los tallos vegetativos son verdes y fotosintéticos. Los tallos de *Equisetum* son estriados o asurcados longitudinalmente. En la epidermis del tallo de muchas especies se encuentra sílice, lo que les proporciona ciertas asperezas y permite su utilización para el fregado de utensilios de cocina. Los tallos están muy visiblemente articulados y pueden separarse fácilmente por sus nudos. El centro del tallo está ocupado primeramente por una medula, que desaparece pronto, quedando huecos la mayoría de los tallos. Los tejidos permanentes del tallo, epidermis, córtex y haces vasculares, forman un cilindro delgado que rodea a la cavidad central. Además de la laguna o canal central, en el tallo de *Equisetum* se encuentran regularmente presentes otros tipos de canales longitudinales. Éstos son: 1) ***canales valeculares***, localizados en el córtex, cada uno de ellos asociado con una de las estrías o surcos del tallo, y 2) ***canales carinales***, cada uno de ellos asociado con un haz vascular, que están localizados más profundamente en el tejido de cada radio con uno de los relieves longitudinales del tallo.

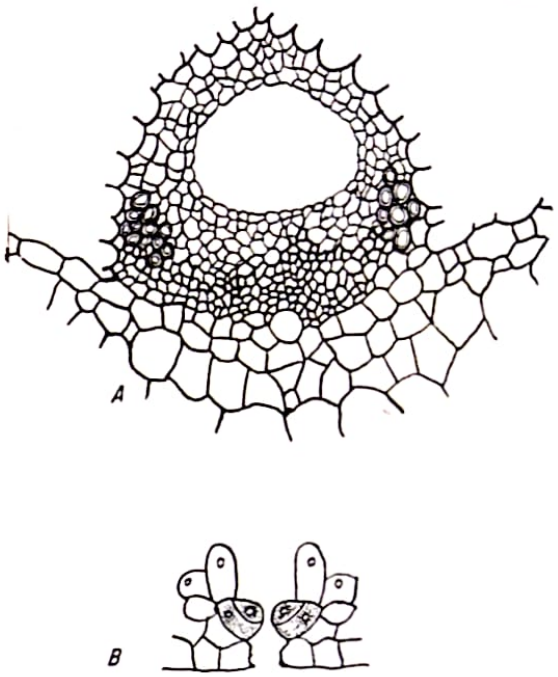


FIG. 19-19. *Equisetum*. *A*, sección transversal de un haz vascular del tallo; cavidad en el haz hacia el centro del tallo; *B*, sección a través de un estoma del tallo de *Equisetum*.

El sistema vascular consta de haces colaterales dispuestos como en una sifonostela. En los entrenudos, los haces son aparentes y están ampliamente separados situándose cada uno de ellos por debajo de uno de los relieves longitudinales del tallo. En las regiones de los nudos, los haces forman un anillo continuo de tejido. Cada haz está formado por xilema y floema primarios. Mientras que el floema está bien desarrollado, el xilema está esparcido y pobremente desarrollado

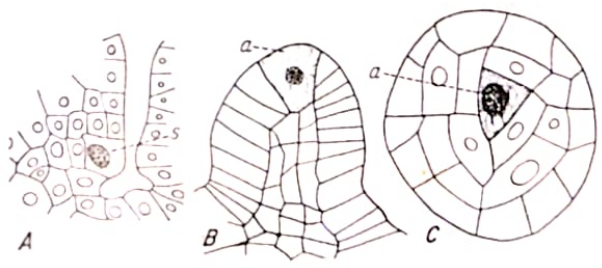


FIG. 19-20. *Equisetum*. *A*, célula esporangial inicial, *s*; *B*, célula apical, *a*, en sección longitudinal; y *C*, la misma en sección transversal

(figura 19-19, *A*). Generalmente no existe ni cambium ni tejidos secundarios en las especies vivientes de *Equisetum*. Los tejidos endodérmicos están regularmente presentes y bien desarrollados en los tallos. Puede existir una sola endodermis exterior al sistema vascular; puede haber una endodermis externa y otra interna; o bien, en ausencia de una endodermis continua, cada haz individual está rodeado por este tejido.

Las ramas de *Equisetum* surgen de yemas adventicias desarrolladas en los nudos. Las hojas se forman en verticilos en los nudos y son siempre formaciones escamosas que entran en coalescencia para constituir una vaina dentada alrededor del tallo. Las raíces son cortas y fuertes, con un solo haz y con los tejidos dispuestos radialmente. Las raíces se cree que se originan en la parte basal de los primordios de las ramas y no directamente de los tejidos de los nudos del tallo principal. El crecimiento del esporofito se realiza mediante una célula apical apiramidada que se encuentra en la punta de los tallos y de las raíces. Estas células apicales son los meristemos primarios y, mediante su división, originan nuevas células que dan lugar a los tejidos de estos órganos (fig. 19-20, *B*, *C*).

Los órganos esporíferos de *Equisetum* están agregados en conos definidos en el ápice del tallo (figs. 19-17, *B*; 19-18). El cono consta de un eje central principal con estructuras esporíferas especializadas, denominadas ***esporangióforos***, agrupadas en verticilos. Cada esporangióforo consta de una lámina hexagonal, sujeta en ángulo recto al eje del cono mediante un corto pedúnculo. Algunos botánicos han considerado al esporangióforo como una esporofila, es decir, como una hoja esporífera especializada, mientras que otros creen que el esporangióforo es una estructura especializada derivada del tallo o un compuesto de tallo y hoja. Sea cual fuere la interpretación morfológica exacta del esporangióforo, los esporocitos diploides del esporangio sufren la meiosis y forman tetradas de esporas haploides, todas ellas iguales.

Estructuras gametofíticas. Las meiosporas son el resultado de la meiosis y constituyen las primeras células del gametofito. Las esporas contienen clorofila son de color verde oscuro y germinan tan pronto como han sido expulsadas, para producir el talo gametofítico. Aunque unos pocos parientes fósiles de *Equisetum* fueron heterospóreos, todas las plantas vivientes del grupo son homospóreas. De la capa externa de la membrana de las esporas se forman cuatro ***elaterios*** cintiformes. La naturaleza higroscópica de los elaterios hace que éstos se plieguen y desplieguen según diferentes condiciones de humedad (fig. 19-18, *C*).

El talo gametofítico maduro de *Equisetum*, consta de un compacto disco basal o central en forma de cojinete de varias capas de células de espesor. En la cara superior, y de las regiones marginales del disco, se forman lóbulos verdes de forma irregular. Las células de la parte superior contienen clorofila, mientras que las de la cara inferior son incoloras. Los rizoides sujetan el talo dorsiventral

Escaneado con CamScanner

al suelo, desarrollándose aquéllos en la cara inferior de la porción central del gametofito. Los gametofitos crecen postrados sobre la superficie del suelo y, en este aspecto, se asemejan a los de los helechos leptosporangiados (Filicales) y difieren de los de todas las restantes plantas vasculares inferiores. Los bordes de los talos son meristemáticos y prosiguen su crecimiento irregular, a veces durante dos años. En la madurez, los gametofitos son pequeños, generalmente de menos de unos 8 mm de diámetro, aunque se afirma que algunas especies producen otros mayores, de color rojizo.

En condiciones normales de desarrollo se forman en el mismo talo tanto los anteridios como los arquegonios. Cuando los gametofitos se desarrollan en cultivos o crecen muy apretados, pueden formar únicamente gametangios masculinos. El desarrollo de los arquegonios precede normalmente al de los anteridios. Los arquegonios están situados en las células de un disco central, entre los lóbulos foliares erguidos, y siguen originándose a partir de ciertas células derivadas del meristemo marginal del disco central o basal. La célula inicial del arquegonio de *Equisetum* es una célula superficial. Esta célula inicial se divide mediante un tabique paralelo a la superficie del talo, y la más externa de las dos células así formadas desarrolla las células del cuello, mientras que la interna

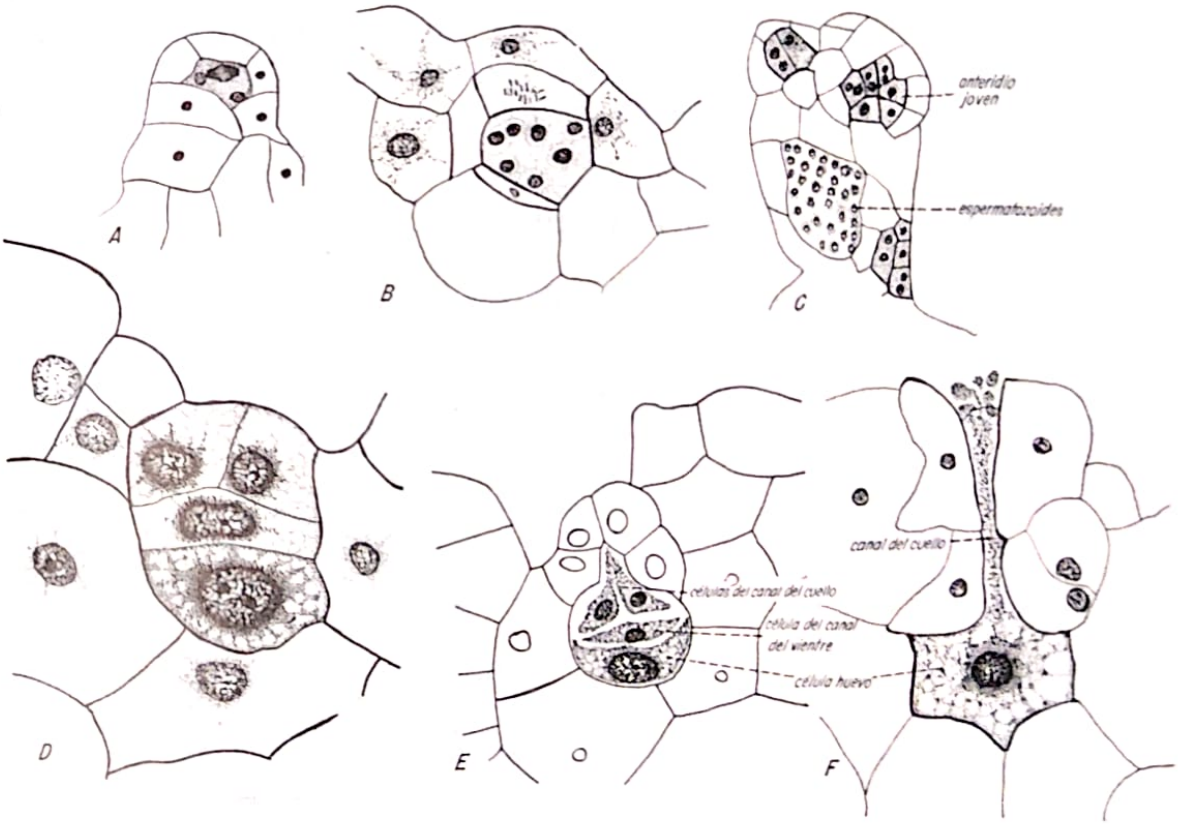


FIG. 19-21. Estructura de los gametangios de *Equisetum*. *A-C*, anteridios; *A*, estadio juvenil; *B*, estadio intermedio; *C*, joven anteridio y anteridio viejo con espermatozoides; *D-F*, serie de estadios en el desarrollo de los arquegonios; *F*, arquegonio maduro.

Escaneado con CamScanner

forma la fila axial del arquegonio (fig. 19-21, *D-F*). En la madurez, el arquegonio está hundido casi por completo en el talo, pero el extremo del cuello puede sobresalir ligeramente (fig. 19-21, *E, F*).

Los anteridios se forman usualmente después de hallarse ya presentes algunos arquegonios. Se originan a partir de la periferia del disco central o del tejido de los lóbulos erguidos. Una célula anteridial inicial se divide según un plano paralelo a la superficie del talo, formando así una célula externa y otra interna. De ambas, la externa se desarrolla dentro de la membrana del anteridio y la interna produce el tejido espermatozoorífero. En la madurez, el anteridio, que contiene gran número de espermatozoides, aparece hundido por debajo de la superficie del talo (fig. 19-21, *A-C*). Los grandes espermatozoides, provistos de numerosos flagelos, están arrollados en espiral.

Singamia y desarrollo del embrión. Varios espermatozoides móviles pueden penetrar en un mismo arquegonio siguiendo el canal del cuello, pero uno solo de ellos se une con el huevo, para formar el cigoto. El desarrollo del embrión se inicia mediante el crecimiento del cigoto y su división según un plano transversal respecto al eje longitudinal del arquegonio. Por lo menos en algunas especies, la célula superior (célula epibasal) de las dos así formadas se desarrolla originando el tallo y hoja embrionaria. La raíz aparece tardíamente en el desarrollo, originándose a partir de la célula inferior (célula hipobasal). El pie puede o no formarse. Varios huevos pueden ser fecundados y desarrollar embriones en los numerosos arquegonios de un mismo talo.

LAS PTERÓPSIDAS

Este grupo comprende a todos los helechos, fósiles y actuales, así como a las plantas con semillas. La línea pterópsida se caracteriza, como las demás, por rasgos morfológicos y anatómicos específicos. En general, las Pterópsidas tienen grandes hojas y senos foliares, o lagunas en el cilindro vascular.

Clase Filicíneas. Los helechos.

Orden Ofioglosales. La lengua de serpiente y los helechos racimo. Géneros *Ophioglossum* y *Botrychium*.

Orden Filicales. Helechos verdaderos. Géneros *Polypodium, Pteris, Marsilea*, etc.

Formas fósiles. Restos fosilizados de muchos tipos extinguidos de helechos.

Filicíneas — Helechos

Ofioglosales — Helechos lengua de serpiente.

Los Ofioglosales constituyen un reducido orden de helechos interesantes, constituido por tres géneros, dos de ellos americanos y otro asiático. Ambos

Escaneado con CamScanner

géneros americanos. *Ophioglossum*, el helecho lengua de serpiente, y *Botrychium*, el helecho serpiente de cascabel, están ampliamente distribuidos (figuras. 19-22, 18-23).

FIG. 19-22. Ofioglosales. *A*, *Botrychium* con raíces, hoja vegetativa y espiga fértil con esporangios; *B*, *Ophioglossum*, con hojas fértiles, raíces y espigas fértiles.

Los miembros de este orden de helechos constituyen un grupo particular, con características evolutivamente avanzadas junto a rasgos primitivos. La presencia de un cambium y el desarrollo de tejidos secundarios en los esporofitos son muestras de una posición evolutiva avanzada. La sencillez de la forma y la estructura del tallo y de la hoja se consideran más bien como una reducción que como un rasgo primitivo. El desarrollo de gametofitos tuberosos es un carácter primitivo, aunque la forma y estructura de los espermatozoides son de carácter avanzado. La presencia de hongos micorrizas en los

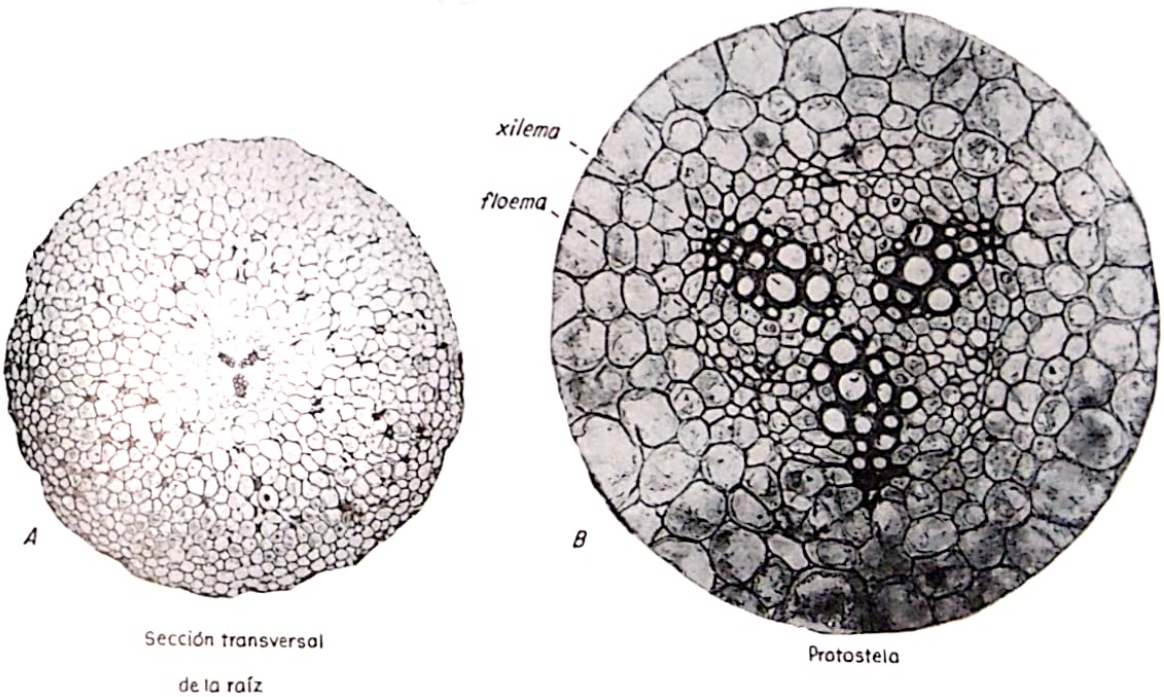


FIG. 19-23. *Botrychium*. *A*, Sección transversal de la raíz, con la protostela rodeada por la endodermis, córtex y epidermis; *B*, estela aumentada.

Escaneado con CamScanner

tejidos subterráneos, tanto del esporofito como del gametofito, así como la falta de clorofila en algunos gametofitos, se consideran como indicios de degeneración.

Filicales — Helechos

El orden Filicales comprende a los helechos comunes ampliamente distribuidos y se les designa como a los verdaderos helechos. El esporofito, que constituye la fase más aparente del ciclo vital es, por lo menos en parte, una planta perenne. Por el contrario, el gametofito es una pequeña estructura talosa de vida corta. Los helechos comunes producen un solo tipo de esporas, siendo, por consiguiente, homospóreos (fig. 19-24).

Asociado con los helechos comunes se encuentra un grupo de diversas plantas acuáticas denominadas helechos de agua. Todas ellas producen dos clases de esporas, por lo que son heterospóreas.

Los helechos gozan de una amplia difusión, hallándose tanto en regiones templadas como tropicales. Es, no obstante, en los trópicos donde muestran su máximo esplendor. Los helechos son generalmente plantas de tamaño pequeño o mediano, que forman parte de la flota del suelo en los bosques húmedos. Los mayores representantes en la actualidad son los helechos arborescentes de las regiones tropicales, donde pueden alcanzar una altura de 10 a 12 m, constituyendo los representantes más aparentes de la

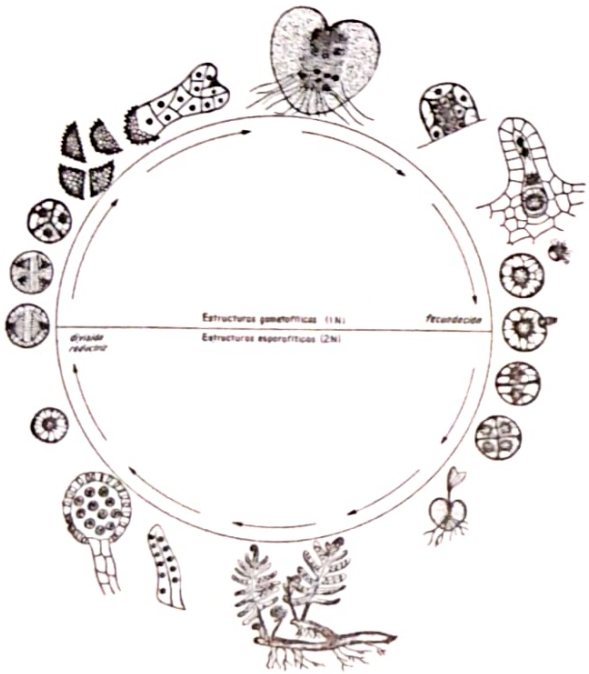


FIG. 19-24. Esquema representativo del ciclo vital de un helecho común.

FIG. 19-25. *Alsophila australis*, helecho arborescente. *(Fotografía cortesía de los conservadores del Jardín Botánico de Nueva York.)*

FIG. 19-26. *Polypodium polypodioides*, helecho epífito sobre un olmo americano. *(Fotografía por Frank R. Nivison.)*

flora (fig. 19-25). Algunos helechos son plantas acuáticas flotantes; otros están enraizados en el barro, pudiendo quedar parcialmente cubiertos por el agua; otros son epífitos sobre los troncos de los árboles en los bosques húmedos (figs. 19-26, 19-43, 19-44), y los hay que pueden vivir en condiciones extremas de sequedad. Algunas de estas formas xerofíticas pueden encontrarse en las grietas de las rocas.

El esporofito. En sus primeras fases, fisiológicamente dependientes, consta de la raíz, tallo y hoja embrionarios, y de un pie fijo al gametofito independiente, que funciona como órgano absorbente (fig. 19-27). El esporofito maduro, con sus raíces, tallo y hojas portadoras de esporangios, es la planta del helecho usualmente conocida (fig. 19-28).

El tallo. El tallo del helecho es generalmente una estructura pequeña, reptadora y subterránea, pero a veces es grande y erecto. Los tallos de los helechos arborescentes son relativamente grandes, alcanzando varios metros de altura y varios centímetros de diámetro (fig. 19-25). Los tallos de los helechos son perennes y cada año producen un nuevo grupo de hojas y esporangios. Caracteres muy aparentes del tallo del helecho son las bases foliares persistentes y una excrecencia peluda denominada ***ramento*** (fig. 19-28).

La raíz. Las raíces son generalmente pequeñas, rígidas y adventicias y se desarrollan a partir del tallo y son con frecuencia muy abundantes, formando una masa alrededor de los rizomas subterráneos (fig. 19-28).

Escaneado con CamScanner

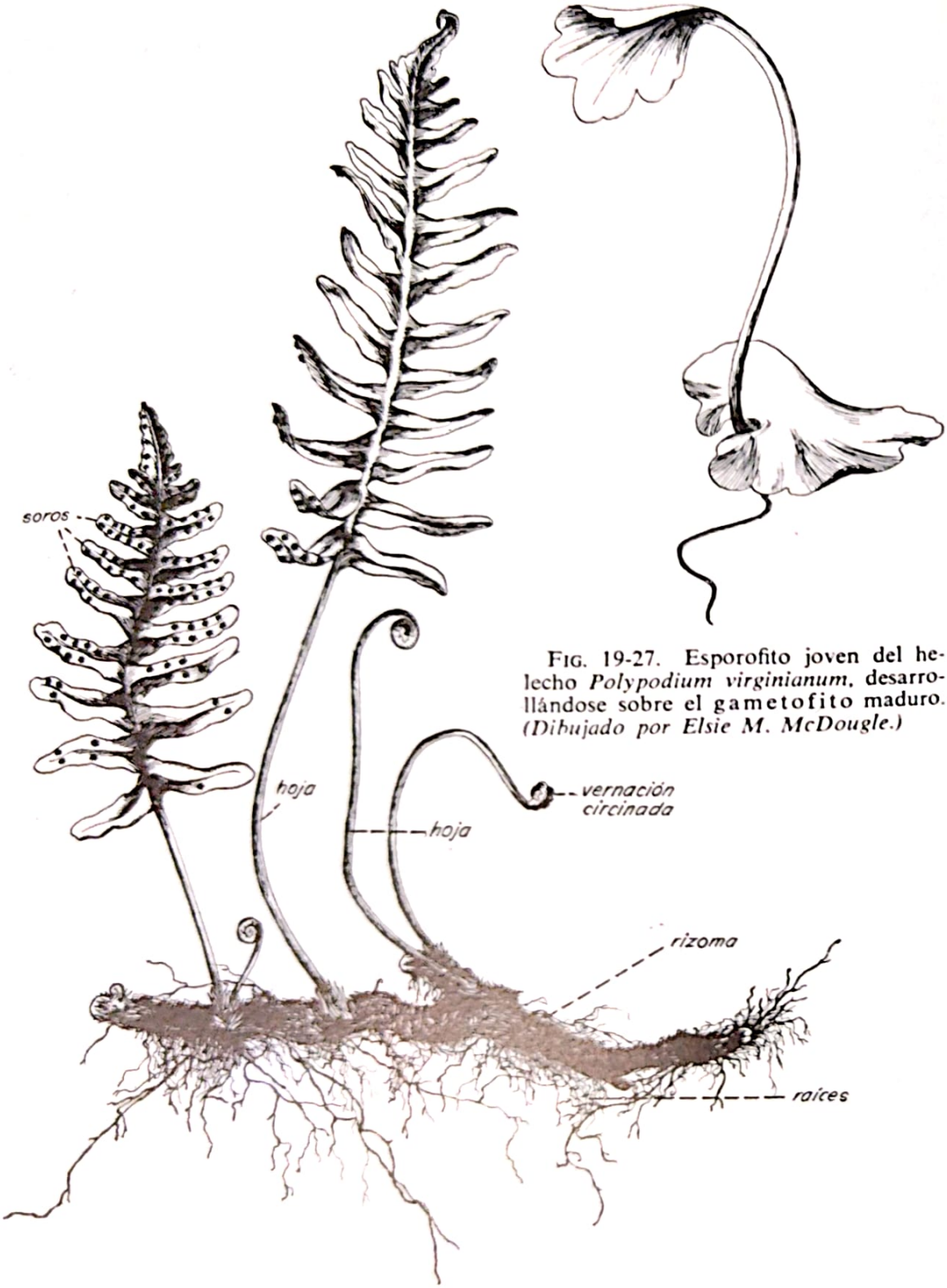


FIG. 19-27. Esporofito joven del helecho *Polypodium virginianum*, desarrollándose sobre el gametofito maduro. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

FIG. 19-28. Esporofito maduro del helecho *Polypodium virginianum*. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

Escaneado con CamScanner

FIG. 19-29. Parte del helecho arbóreo *Cibotum schiedei*, mostrando la vernación. *(Fot. cortesía de los conservadores del Jardín Botánico de Nueva York.)*

FIG. 19-30. Tipos de hojas de helechos. *A*, *Dryopteris spinulosa* con soros; *B*, *Osmunda claytoniana*, hoja vegetativa interrumpida por grupos de folíolos fértiles; *C*, *Osmunda regalis*, folíolos fértiles terminales.

La hoja. Las hojas de los helechos comunes pueden variar considerablemente en cuanto forma y tamaño, pero todas ellas están caracterizadas por la vernación circinada (figs. 19-29, 19-30). Hojas sencillas se encuentran en algunas especies como en el helecho andarín *(Camptosorus)* (fig. 19-31), pero en muchas especies las hojas son compuestas, en ocasiones dos o tres veces compuestas. Las hojitas reciben el nombre de ***pinas,*** y si están a su vez divididas, estas divisiones últimas reciben el nombre de ***pínulas.*** La hoja del helecho andarín mide tan sólo unos pocos centímetros de longitud (fig. 19-31), pero en el otro extremo de la escala de variación se encuentran hojas que pueden alcanzar hasta cerca de dos metros de longitud (fig. 19-25).

Anatomía. En la mayoría de los casos, la anatomía de las Filicales es semejante a la de los restantes miembros de las Pterópsidas. No obstante, en los denominados helechos verdaderos no hay formación de cambium y, por tanto, no se producen tejidos vasculares secundarios.

Los caracteres anatómicos de las ***raíces*** de los helechos son semejantes a los de las raíces primarias de las restantes plantas vasculares. Los tres meristemos primarios, protodermo, meristemo básico y procambium, se reconocen originándose a partir de células derivadas a partir de la célula apical apiramidada. La estela es una protostela con disposición radial exarca del xilema y del floema (fig. 8-33, *A*). Las células epidérmicas son generalmente de membranas delgadas y cubren el parénquima cortical. Una cantidad variable de la región cortical interna puede estar constituida por células esclerenquimáticas. Siempre se halla

Escaneado con CamScanner

FIG. 19-31. *Camptosorus rhizophyllus*, helecho andarín, mostrando la reproducción vegetativa mediante los ápices vueltos hacia abajo de las hojas, que dan origen a nuevas plantas, *p*; soros sobre las hojas, *s*; raíces, *r*. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

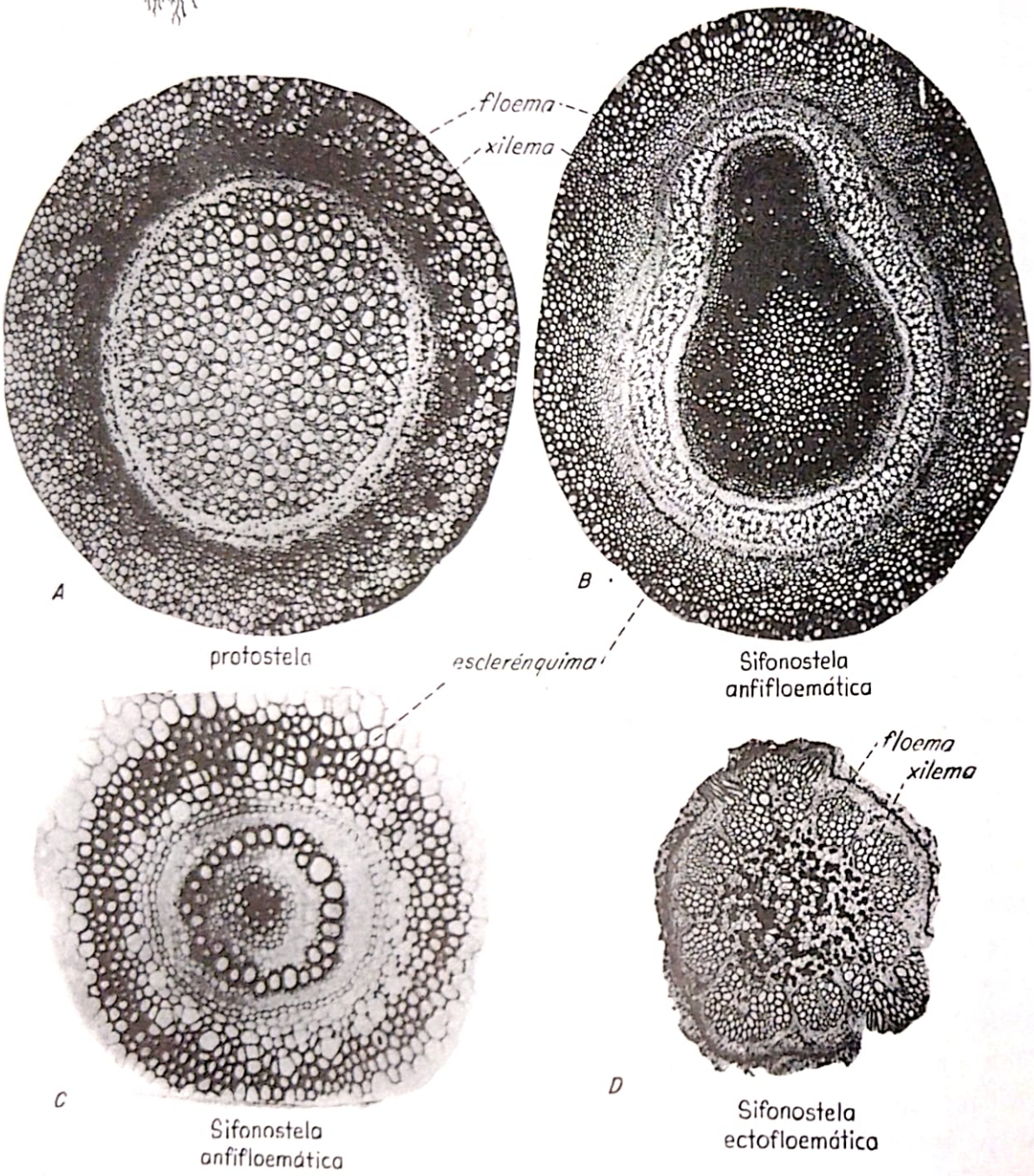


FIG. 19-32. Anatomía de los helechos. *A*, Corte transversal de la protostela de *Gleichenia*, helecho tropical; *B*, sección transversal de la sifonostela anfifloemática de *Adiantum*; *C*, sección transversal de la sifonostela anfifloemática de *Marsilea*; *D*, sección transversal de la sifonostela ectofloemática de *Osmunda*.

Escaneado con CamScanner

presente una endodermis bien definida, cada una de cuyas células con la conocida banda de Caspari. Se ha indicado que las raíces laterales adicionales de los helechos se originan en la endodermis en vez de hacerlo en el periciclo.

Aunque en los ***tallos*** de los helechos no haya formación de tejidos vasculares secundarios, puede diferenciarse una considerable cantidad de esclerénquima

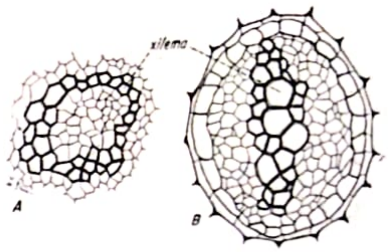


FIG. 19-33. Estructura vascular de los helechos. *A*, corte transversal de una parte del tallo del esporofito joven de *Pteris*, mostrando el estadio de desarrollo de una sifonostela; *B*, sección transversal del tallo de *Polypodium*, con un haz vascular único.

tanto en la región cortical como en la medula. En algunos casos, este esclerénquima es tan extenso que llega a desempeñar la función de fortalecimiento y soporte (fig. 19-32). La maduración radial del xilema es típicamente mesarca. La epidermis del tallo del helecho es relativamente permanente (fig. 19-32, *A*, *B*).

El tejido vascular está generalmente limitado por un periciclo y por una endodermis bien definida (fig. 19-31, *B*). El xilema está formado por traqueidas escalariformes o punteadas, y el floema está constituido por tubos cribosos con placas cribosas en las paredes laterales. El sistema vascular de los helechos muestra gran diversidad; la protostela, sifonostela y dictiostela se hallan representadas en el mismo (figs. 19-32, 19-33). Otro rasgo anatómico de importancia

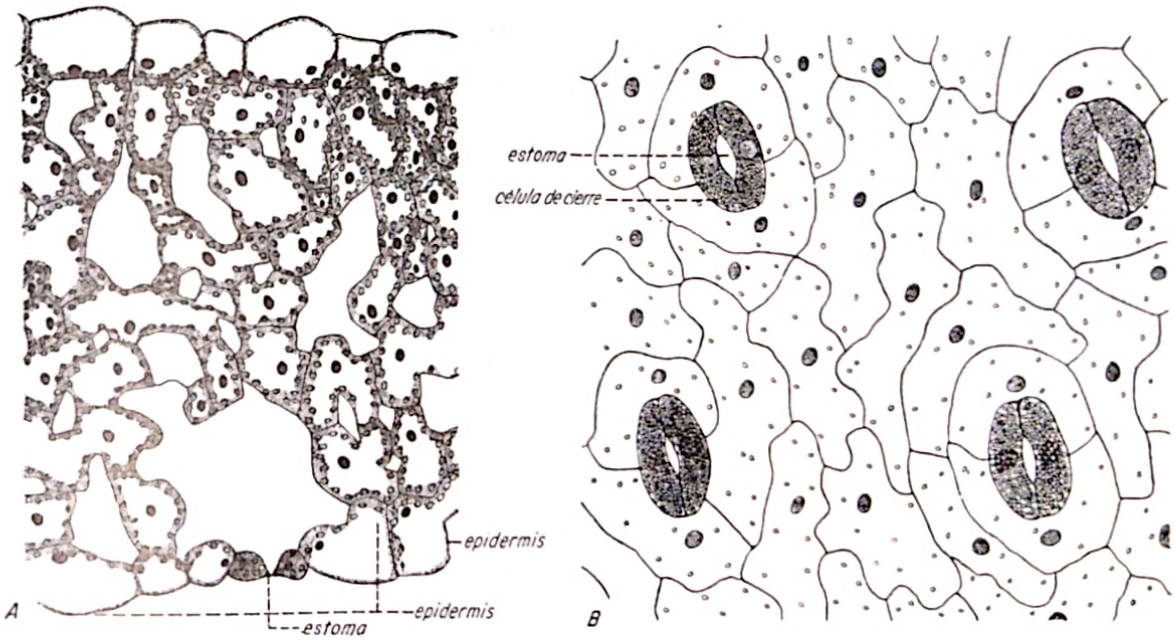


FIG. 19-34. Detalle de la estructura de la hoja de los helechos. *A*, *Pteris*, sección transversal mostrando la estructura; *B*, *Nephrolepis*, aspecto superficial de la epidermis inferior en la que aparecen los estomas.

Escaneado con CamScanner

filogenética es la presencia de lagunas foliares en el cilindro vascular de los géneros que presentan una sifonostela.

La estructura de las ***hojas*** de los helechos es semejante a la de las hojas de las plantas superiores. Existe una capa epidérmica bien desarrollada con estomas confinados generalmente a la cara inferior. Células de cierre con clorofila se encuentran al igual que en las plantas superiores (fig. 19-34). Las células epidérmicas de las hojas mesofíticas comunes de los helechos son de contorno irregular y contienen cloroplastos. La diferenciación del mesofilo en una región en empalizada y en otra esponjosa es generalmente evidente, pero estas regiones no están perfectamente delimitadas en los helechos que viven predominantemente en habitats umbríos. El sistema vascular de las hojas no difiere prácticamente del de los tallos. No obstante, la venación es peculiar por el hecho de que las venas mayores están en muchos casos dicotómicamente ramificadas. Generalmente, los haces vasculares de las venas mayores son concéntricos o bicolaterales, mientras que los de las más pequeñas son del tipo colateral.

FIG. 19-35. Soros y esporangios de helechos. *A*, detalle de una pina de una especie de *Pteris*, en el que se observa el falso indusio recubriendo a los esporangios marginales; *B*, soros de *Polypodium vulgare*, sin indusio; *C*, porción de pina y un solo indusio desprendido de *Cyrtomium falcatum*; *D*, pina de *Asplenium* sp., con los indusios fijados a lo largo de los bordes de los soros; *E*, pínula de *Adiantum pedatum*, con soros marginales recubiertos por falsos indusios. *(Dibujado por Elsie M. McDougle.)*

Hojas vegetativas y esporofilas. En muchos helechos los esporangios se forman en la cara inferior de las hojas vegetativas (figs. 19-35, 19-36). En algunos géneros, como, por ejemplo, el helecho real y el helecho de Clayton, los esporangios se forman en regiones especializadas de las hojas del follaje (fig. 19-30, *B*, *C*). En el helecho de Clayton, varios segmentos fértiles próximos a la mitad de la hoja, que se diferencian de los tejidos estériles por carecer de clorofila y estar algo contraídos, son los portadores de esporangios. En otros géneros, como en el helecho sensitivo, los esporangios se forman en hojas fértiles de aspecto bastante diferente. Carecen generalmente de clorofila por lo que no realizan la fotosíntesis. En algunos casos en que hay dos clases de hojas, hojas vegetativas estériles y hojas esporíferas fértiles, se dice que la planta presenta dimor-

Escaneado con CamScanner

FIG. 19-36. Una pina del helecho *Dryopteris*. *(Fotografía por Mr. C. Neidorf, cortesía de la Smithsonian Institution.)*

fismo en sus hojas. Las hojas portadoras de esporangios se denominan eporofilas, independientemente del grado de especialización estructural.

Los esporangios y los soros. Los esporangios de los helechos presentan todos los tipos de distribución imaginables sobre la superficie de las hojas (figura 19-35), y la clasificación de los helechos en géneros y familias, se basa en gran parte sobre este carácter. En general, los esporangios se encuentran en la cara inferior de la superficie foliar. Su distribución varía desde una disposición irregular recubriendo zonas de la superficie inferior de la hoja, o a veces recubriendo por completo la cara inferior de las esporofilas, hasta aquellos casos en los que existe únicamente un solo esporangio. Cuando los esporangios están agrupados, el grupo se denomina ***soro.*** En general, los soros presentan posiciones características sobre la superficie foliar, hallándose generalmente sobre las venas o en los extremos de las mismas. Además, el soro puede estar recubierto por un tejido membranoso delgado sujeto a la superficie de la hoja, denominado

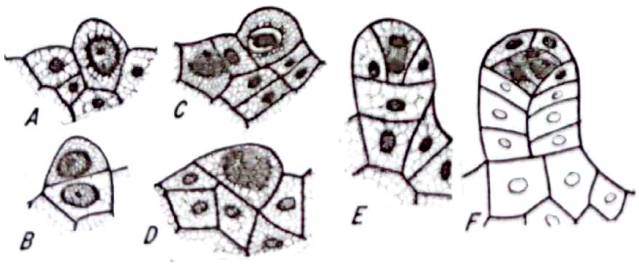


FIG. 19-37. Primeras fases del desarrollo de los esporangios de los helechos. *A*, célula inicial del esporangio sobresaliendo por encima de la superficie; *B*, la célula basal ha sido cortada; *C*, *D*, estadios de la división; *D*, mostrando la anafase de la división que determinará el desarrollo de una membrana vertical, según se observa en *E*; *E*, joven esporangio con una célula basal y tres membranas verticales curvadas, dos de las cuales se representan en el dibujo, estando situada la tercera en el plano de la página; la célula central, de forma piramidal, se denomina ahora la célula apical del esporangio; la división que se observa en dicha célula apical es la que conduce a la formación de una célula, de la que desarrollará la parte superior de la pared, según se observa en *F*; *F*, la célula central se divide para completar la formación de las tres primeras células del tapete.

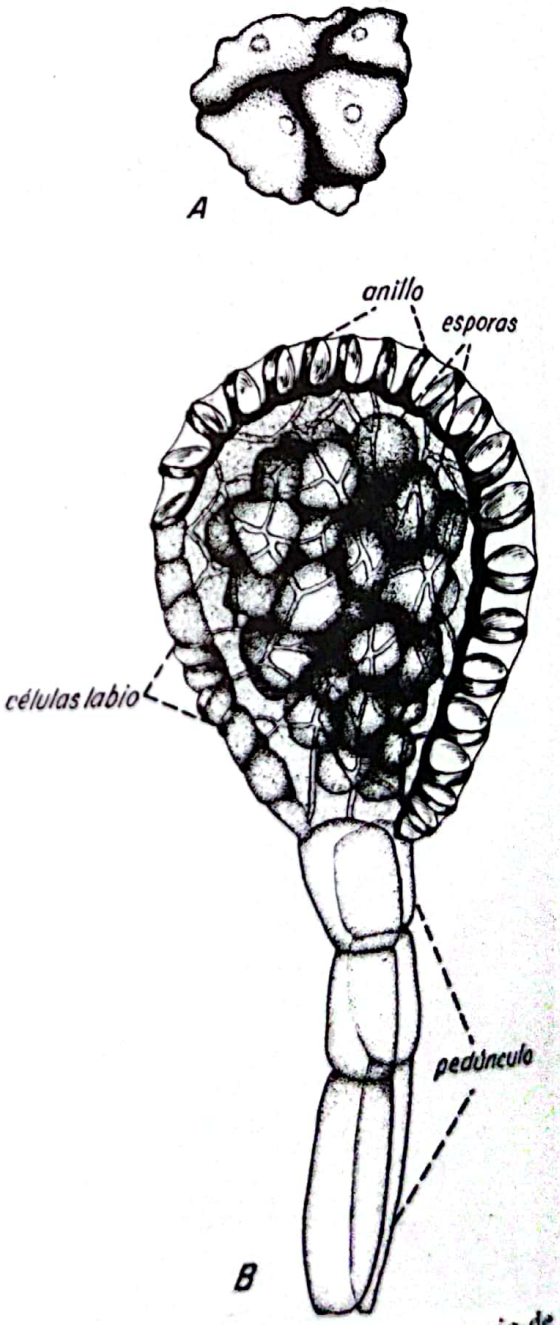


FIG. 19-38. Esporas y esporangio de helecho. *A*, tétrada de meiosporas; *B*, esporangio. *(Dibujos por Elsie M. McDougle.)*

Escaneado con CamScanner

FIG. 19-39. Prótalos de helecho en el suelo

indusio (figs. 19-35, *C*; 19-36). En otros géneros, los esporangios están parcialmente recubiertos por el borde reflejo de la hoja, al que se denomina falso indusio (fig. 19-35, *A*).

Desarrollo del esporangio y de las meiosporas. El esporangio de las Filicales sigue un tipo de desarrollo denominado leptoesporangiado. El esporangio se desarrolla a partir de una sola célula inicial externa formada por la división de una célula superficial de la esporofila (fig. 19-37). Mediante una serie de divisiones, la célula inicial origina el esporangio, incluido el pedúnculo, la pared estéril y el tejido esporígeno interior (figura 19-38, *B*).

En el joven esporangio en vías de desarrollo, existe una gran célula triangular, la ***célula central.*** Mediante una serie de divisiones de la célula central se realiza la diferenciación de una capa de tejido nutritivo, denominada ***tapete,*** que rodea a la célula esporígena primaria (fig. 19-37, *F*). Mediante cuatro divisiones mitóticas sucesivas la célula esporígena primaria da lugar típicamente a 16 células ma-

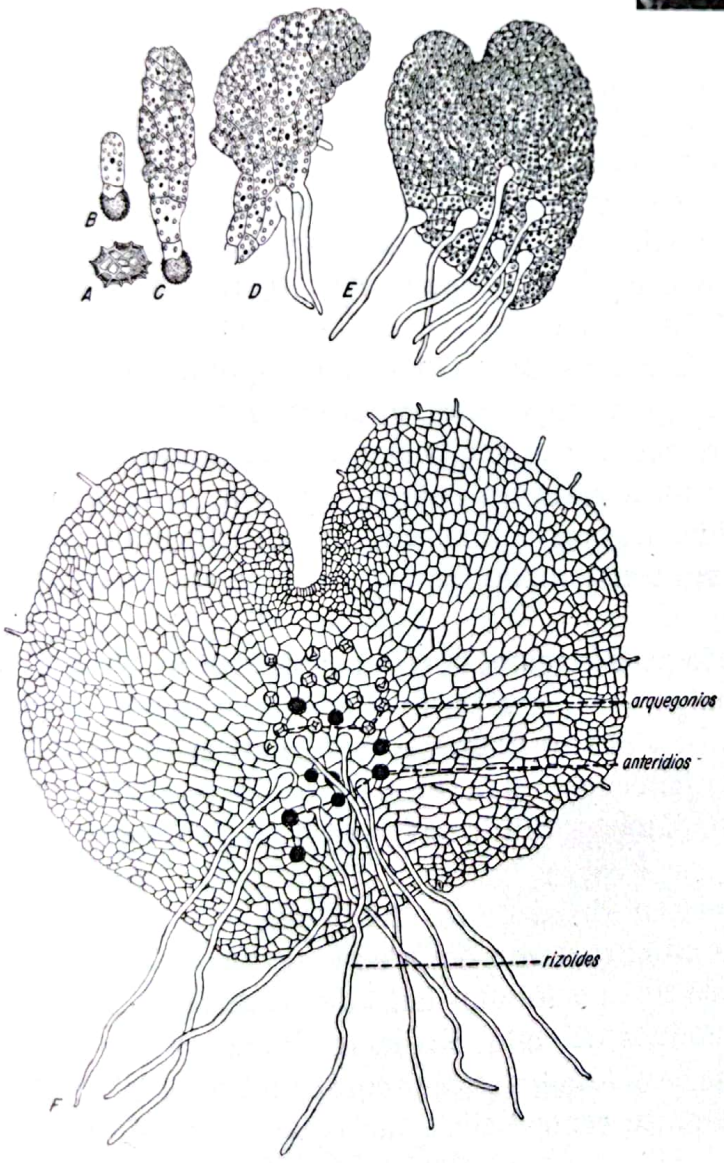


FIG. 19-40. Diferentes fases del desarrollo del gametofito de un helecho. *A*, espora madura; *B*, espora en germinación; *C-E*, talo en desarrollo; *F*, talo maduro.

Escaneado con CamScanner

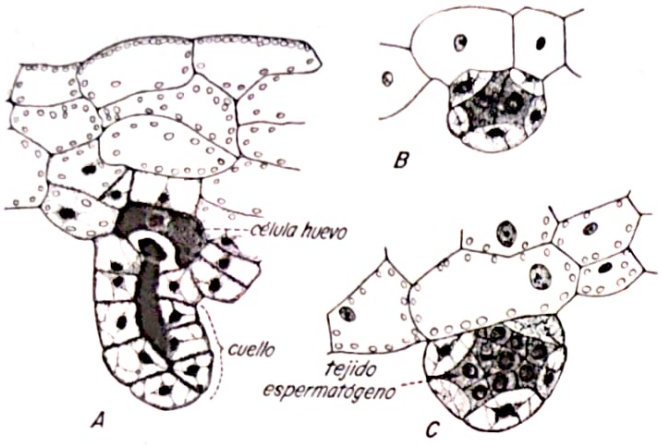


FIG. 19-41. Órganos sexuales de helecho. *A*, arquegonio maduro con la célula del canal del vientre y las células del canal del cuello en vías de desintegración; *B*, *C*, fases del desarrollo de un anteridio.

dres de las esporas, o esporocitos. Cada uno de los esporocitos diploides sufre finalmente la meiosis y forma una tétrada de meiosporas haploides, que son las primeras células de la nueva fase gametofítica del helecho. Al crecer y desarrollarse el esporangio, las membranas de las células del tapete se desintegran y su contenido citoplasmático y sus núcleos constituyen un medio nutritivo para los esporocitos y las esporas.

Mientras las esporas están madurando, el resto del esporangio prosigue su desarrollo.

El esporangio maduro consta de un fino ***pedúnculo,*** que lo sujeta a los tejidos de la esporofila y de una ***cápsula,*** o caja de esporas que contiene a éstas. La pared del esporangio está formada por una sola capa de células. Una parte de dicha pared está especializada para formar el ***anillo,*** u órgano de dehiscencia y el ***estomio,*** estructura formada por células especializadas, a veces denominadas ***células labio.*** Ella permite un fácil agrietamiento cuando se inicia la dehiscencia del esporangio (fig. 19-38, *B*).

La abertura de la cápsula puede demostrarse colocando esporangios maduros todavía sin abrir en una gota de glicerina y observándolos al microscopio sin cubreobjetos. La glicerina absorbe lentamente por ósmosis el agua contenida en las células del anillo. Este se comporta entonces análogamente a como lo hace en condiciones naturales. La densidad de la glicerina retrasa el movimiento rápido de la ruptura que puede observarse de este modo fácilmente mientras las esporas van siendo esparcidas.

El gametofito. Después de la germinación, la espora produce un corto filamento de células semejante a un alga verde o a un protonema de musgo. Algunos gametofitos de helecho siguen en estado filamentoso incluso en la madurez cuando crecen bajo iluminación deficiente, pero el gametofito maduro típico de los helechos es un talo pequeño, plano, cordiforme de unos 3 a 8 mm de diámetro (figs. 19-39, 19-40).

El talo cordiforme se desarrolla en virtud de las divisiones repetidas de una célula apical cuneiforme formada en el extremo del filamento (fig 19-40). Como resultado del rápido crecimiento de los dos lóbulos del talo cordiforme, la célula apical llega a situarse en la escotadura del talo. En la madurez, el talo es una masa delgada y plana de tejido. Los lóbulos están constituidos por una sola capa de células, mientras que la parte central tiene un espesor de varias capas

Escaneado con CamScanner

celulares. Los rizoides se forman en la cara inferior (ventral) del talo y sirven como órganos de sujeción (fig. 19-40).

Los gametangios. Los órganos sexuales, anteridios y arquegonios, se forman en la cara ventral del talo. Los talos jóvenes producen únicamente anteridios, mientras que los más viejos producen tanto anteridios como arquegonios. Los anteridios están localizados en la porción más delgada del talo, frecuentemente entre los rizoides. Los arquegonios se forman en la parte engrosada del talo, inmediatamente por detrás de la escotadura donde está localizada la célula apical.

Un rasgo característico de los órganos sexuales de los helechos es la reducción del tejido estéril, como son las células de la pared del anteridio y las células del cuello del arquegonio. La pared del anteridio maduro consta únicamente de tres células, además de la célula basal (fig. 19-41, *C*). La parte central rodeada consta originalmente de una célula central, que es la célula espermatógena primaria. La célula central continúa dividiéndose hasta que se han formado unas 32 células espermatógenas. Estas se separan finalmente y flotan en el interior de una masa mucilaginosa. En la formación del espermatozoide dentro del espermatocito, el núcleo constituye la parte más importante de la estructura, aunque una parte del espermatozoide provenga del citoplasma. Al alcanzar la madurez, el espermatozoide consta de un núcleo dentro de un cuerpo arrollado en espiral al que están unidos múltiples flagelos. El anteridio se abre por ruptura y los espermatozoides se escapan. En este momento el espermatozoo se encuentra dentro de una membrana que es una parte de la pared del espermatocito. Esta membrana se disuelve muy pronto en el agua, quedando el espermatozoide en libertad.

El arquegonio maduro del helecho común consta de un vientre ensanchado, profundamente hundido en los tejidos del talo, de un cuello corto, curvado hacia atrás debido al crecimiento desigual de las células del cuello, y de una fila axial compuesta normalmente por dos células del canal del cuello, por una célula

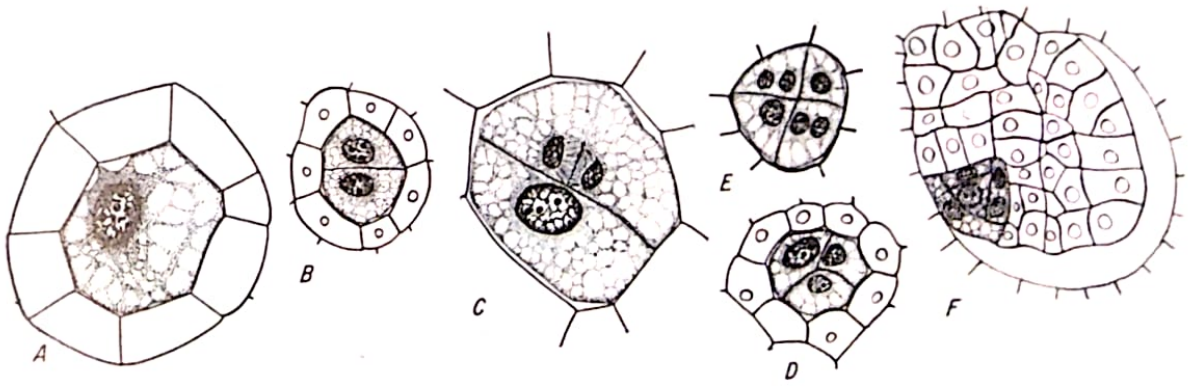


FIG. 19-42. Primeras fases del desarrollo del embrión de un helecho (*Pteris*). *A*, huevo fecundado; *B-E*, primeras fases del crecimiento por división celular; *F*, fase algo posterior, con la célula apical de la raíz diferenciada.

Escaneado con CamScanner

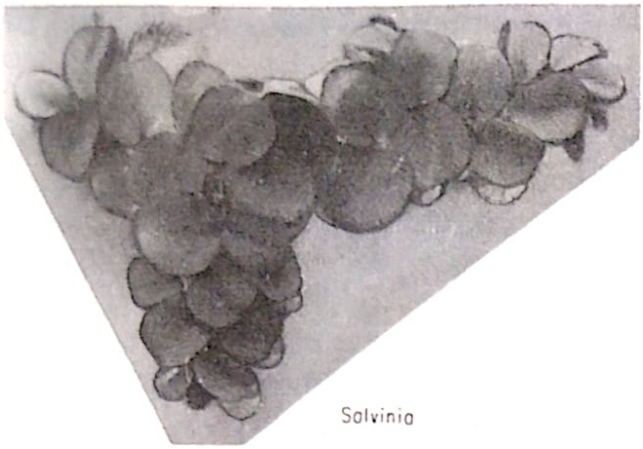


FIG. 19-43. Habitat del helecho de agua *Salvinia*.

ventral, y por el huevo situado en el vientre (fig. 19-41, *A*). Cuando el huevo está ya pronto para la fecundación, las células del canal del cuello y del canal ventral se desintegran, el cuello del arquegonio se abre, y salen fuera parte de las células del canal del cuello y del canal ventral en desintegración. El resto del material forma un fluido a través del cual puede pasar el espermatozoide a fecundar al huevo. El huevo es una célula grande, casi esférica, con una depresión en la parte dirigida hacia el cuello del arquegonio. La porción deprimida se convierte en la «mancha receptiva», que admite al espermatozoide en el acto de la fecundación. Se ha demostrado que el espermatozoide es atraído hacia el arquegonio debido a la acción de determinadas substancias químicas segregadas por éste. Con la fecundación, queda restablecida la dotación cromosómica diploide, iniciándose la nueva fase esporofítica.

El embrión y su desarrollo. Tan pronto como ha tenido lugar la fecundación, el cigoto desarrolla una membrana. Tiene lugar la división mitótica, quedando dividido el cigoto por una membrana vertical en una mitad anterior (frontal) y otra mitad posterior (dorsal), y a continuación una división transversal origina cuatro células. De ellas, las dos anteriores originan el ***tallo*** y la primera ***hoja***, mientras que de las dos posteriores se originan la ***raíz*** y el ***pie*** (fig. 19-42). En la madurez, el pie es una corta pro-

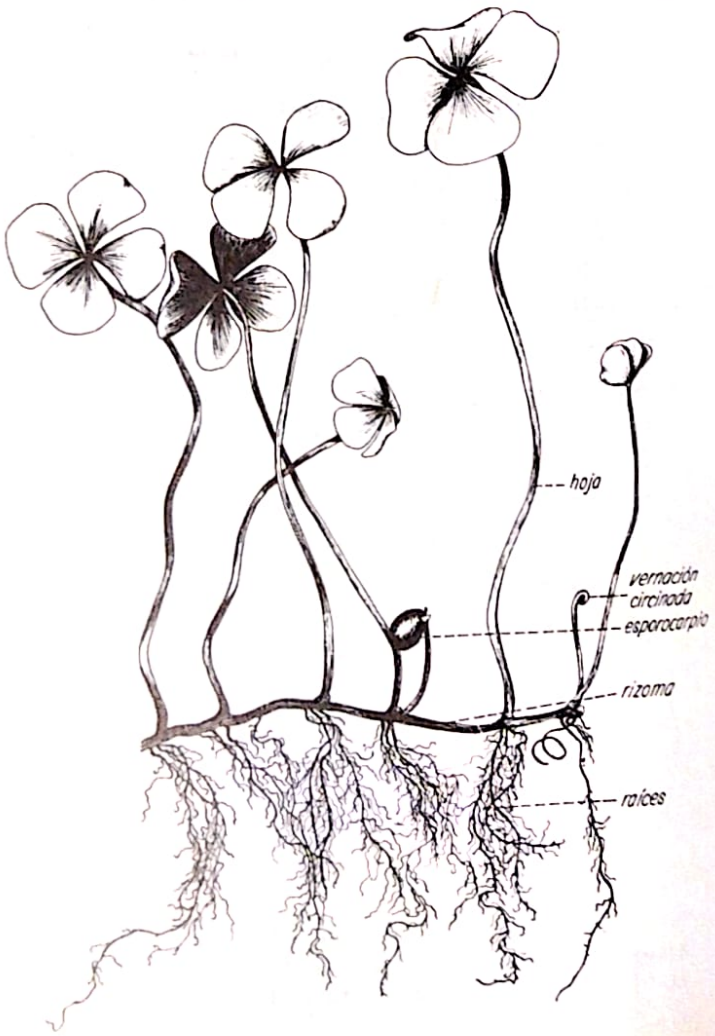


FIG. 19-44. *Marsilea*, helecho de agua heterospóreo. *(Dibujo por Elsie M. McDougle.)*

Escaneado con CamScanner

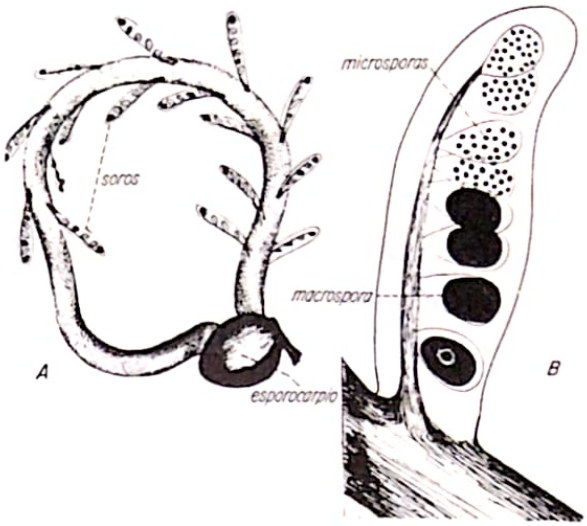


FIG. 19-45. *Marsilea*. *A*, esporocarpio del que sobresale un anillo gelatinoso portador de soros; *B*, soro con macrosporas y microsporas.

FIG. 19-46. *Marsilea*. *A*, macrospora. *B*, microsporas; *C*, macrospora en germinación de la que sobresale el gametofito femenino.

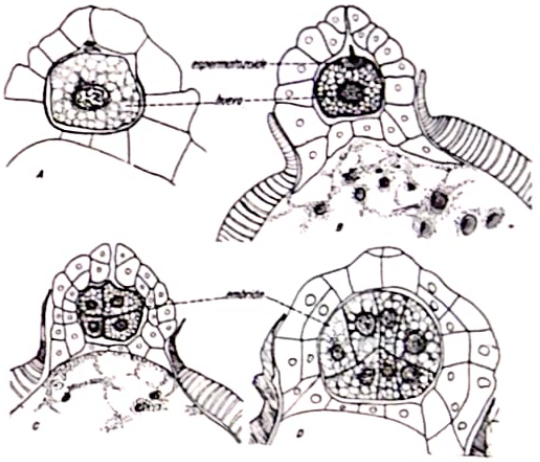


FIG. 19-47. *Marsilea*. *A*, detalle del gametofito femenino mostrando el arquegonio con la célula huevo e indicios del tejido nutritivo subyacente; *B*, fecundación del huevo por un espermatozoide enrollado en espiral; *C*, *D*, detalle de las fases en el desarrollo del embrión contenido todavía en el viejo gametofito femenino; *C*, fase de cuatro células; *D*, número de células acrecentado por medio de la división.

yección hemisférica formada por una masa de células en estrecho contacto con las células del talo. Muy pronto la raíz y la hoja del embrión salen fuera de la pared arquegonial y, con su desarrollo, el joven esporofito fabrica su propio alimento hidrocarbonado, absorbe el agua y substancias minerales del suelo, y pronto se independiza del gametofito.

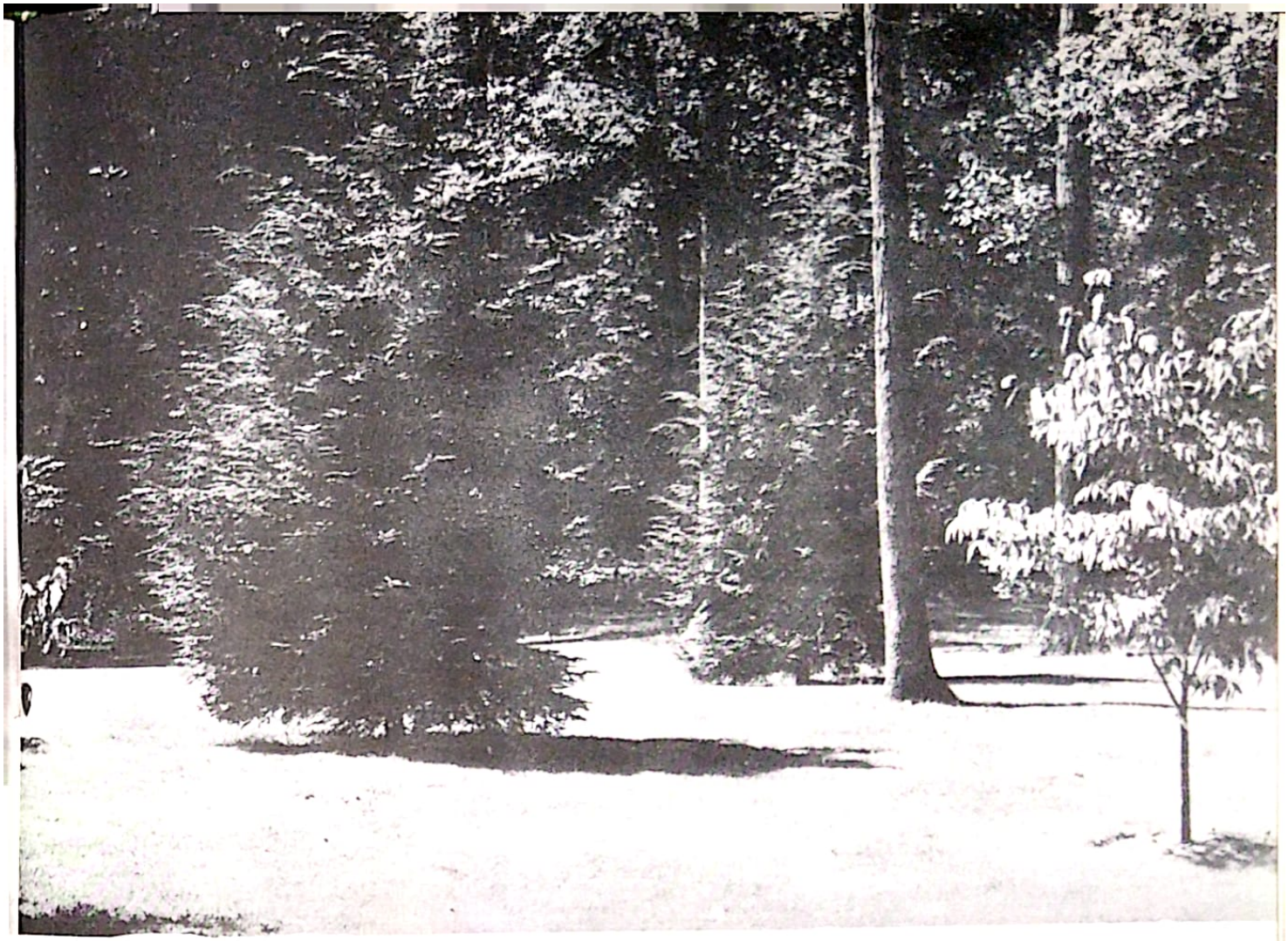
Los helechos de agua. Los helechos de agua (Hydropteridineae), así denominados a consecuencia de su habitat acuático, constituyen un pequeño grupo de sólo cuatro géneros que son considerablemente diferentes de los restantes helechos. Estos géneros son *Azolla* y *Salvinia* (fig. 19-43), que flotan en el agua, y *Marsilea* (fig. 19-44) y *Pilularia* enraizados en el barro en aguas tranquilas. A diferencia de los helechos comunes, los helechos de agua son ***heterospóreos.*** Existe una considerable diversidad entre los cuatro géneros citados, pero *Marsilea* puede describirse brevemente para representarlos. El tallo es una anfiestela anfifloemática (fig. 19-32, *C*), y las hojas, muy diferentes de las de los helechos comunes, recuerdan el trébol de cuatro hojas (fig. 19-44). Las esporas se forman en ramas muy especializadas de los pecíolos de las hojas, denominadas ***esporocarpios.*** Dentro del esporocarpio se forman dos clases de esporangios. Uno de ellos contiene una sola ***macrospora*** de tamaño grande, y la otra numerosas

Escaneado con CamScanner

microsporas. Los esporangios están sujetos a un tejido que se hincha con el agua y empuja hacia fuera al esporocarpio como un anillo gelatinoso llevando consigo a los esporangios (fig. 19-45). Las esporas germinan después de quedar humedecidas. La macrospora produce un pequeño talo verde, el gametofito femenino (fig. 19-46, *C*). Las microsporas originan un talo más reducido, el gametofito masculino.

El gametofito femenino da lugar a un solo arquegonio reducido con un huevo relativamente grande (fig. 19-47). El gametofito masculino, que se desarrolla por completo dentro de la membrana de la microspora, tiene únicamente unas pocas células, desarrollando el anteridio que alberga en su madurez a los espermatozoides, arrollados y pluriflagelados. El espermatozoide nada hacia el arquegonio v penetra dentro del huevo. El huevo fecundado se desarrolla originando al embrión, el joven esporofito, que se desarrolla con gran parecido al helecho común en sus primeros estadios. Crece rápidamente y al cabo de unos pocos días ha desarrollado raíces, tallo y una hoja.

Escaneado con CamScanner



Gimnospermas y angiospermas. *(Fotografía cortesía del Photographic Service, College of Agriculture, The Pennsylvania State University, University Park, Pa.)*

20. Plantas vasculares. Grupos superiores. Plantas con semillas

Las gimnospermas y las angiospermas son clases de la subdivisión Pterópsidas y, junto con la clase de Filicíneas (capítulo 19), comprenden los grupos más o menos coordinados dentro de esta subdivisión. Las Pterópsidas se caracterizan por el desarrollo de ***macrofilas*** (hojas grandes) frente a las ***microfilas*** (hojas pequeñas) de las Psilópsidas, Licópsidas y Sfenópsidas, las restantes subdivisiones de las Traqueofitas o plantas vasculares. La hoja de helecho es un ejemplo de macrofila, que se distingue de la microfila por su tamaño y también por su venación compleja y la relación de su tejido vascular con una laguna foliar determinada en la estela del tallo.

Las gimnospermas y angiospermas son plantas ***productoras de semillas***. carácter que fue considerado por algunos como de mayor importancia y más

Escaneado con CamScanner

distintivo que el tipo de hojas y la laguna foliar, y constituyen el grupo al que se da el nombre de Espermatofitas. Las Espermatofitas no sólo producen semillas sino que, además, son estructuralmente más complejas que los helechos y presentan mayor diversidad de formas.

Geográficamente las plantas con semillas se extienden desde los puntos más septentrionales a los más meridionales en que es posible la vida vegetal. En las montañas ascienden hasta el nivel de las nieves perpetuas y en las partes bajas se extienden hasta los niveles tropicales más bajos. Viven en los desiertos, en los terrenos húmedos e incluso dentro del agua. Las plantas con semillas constituyen una gran parte de la vegetación actual. Rebasan ampliamente a los demás grupos en lo que concierne a su importancia económica. Directa o indirectamente, la mayor parte de los alimentos de los animales terrestres, hombre inclusive, proceden de las plantas con semillas, y el hombre depende en buena parte de ellas en lo que a vestido, abrigo y combustible se refiere.

Aunque las ideas relativas al origen de la semilla son en buena parte especulativas, es evidente que la heterosporia, así como la retención de la macrospora y de su resultado, el macrosporofito, en la planta esporofítica que los produce, fue un requisito previo a la formación de las semillas. La estructura a partir de la cual se desarrolla la semilla se denomina óvulo y está constituida por un macrosporangio, o nucela, situado en el centro, rodeado por uno o más tegumentos. La semilla se define como el óvulo maduro, que contiene al embrión y alimentos de reserva. En las gimnospermas, el óvulo permanece expuesto, o desnudo, sobre las esporofilas y el alimento almacenado en la semilla procede del tejido del macrogametofito. En las angiospermas, la semilla se desarrolla dentro de un ovario cerrado y el alimento almacenado en ella se origina a partir de un núcleo resultante de la fusión de otros dos denominado endospermo primario. Aunque estas distinciones no son siempre válidas, son muy útiles para el cometido de separar a las dos clases.

Muchas de las partes reproductoras de las plantas con semillas recibieron nombre antes de que se descubriese que eran homólogas de otras estructuras de las plantas vasculares inferiores. Una comparación de los términos empleados puede facilitar la comprensión de la terminología utilizada en este capítulo.

Plantas vasculares inferiores	*Plantas con semillas*
Macrosporofila	Escama ovulífera, carpelo
Macrosporangio	Nucela
Macrospora	Macrospora
Macrogametofito	Macrogametofito, saco embrionario
Macrogameto, huevo	Macrogameto, huevo
Microsporofila	Microsporofila, estambre
Microsporangio	Microsporangio, antera
Microspora	Microspora
Microgametofito	Microgametofito, polen
Microgameto, espermatozoide	Microgameto, espermatozoide

Escaneado con CamScanner

GIMNOSPERMAS

Caracteres generales. Las gimnospermas son las plantas primitivas con semillas. En algunos casos, su edad geológica puede evaluarse en millones de años (fig. 19-1). En muchas ocasiones, se han conservado perfectamente detalles muy finos de las membranas celulares de estas plantas fósiles (fig. 20-3, *A*) y los cortes de sus tejidos figuran entre los objetos más interesantes de la observación microscópica. El conocimiento de muchos vegetales fósiles es esencial para una concepción completa del reino vegetal puesto que muchos de ellos fueron los antepasados de las plantas actuales.

Algunas gimnospermas se conocen en formas tanto fósiles como actuales. En la actualidad, estos grupos están representados por un solo remanente de una agrupación en otro tiempo muy numerosa de especies y géneros (figs. 20-16, 20-17). Entre las formas vivientes de gimnospermas se encuentran plantas casi herbáceas, bajas y rechonchas, formas arbustivas e incluso trepadoras, y muchas formas arbóreas.

Aunque muchas gimnospermas tienen una distribución geográfica limitada, el grupo se distribuye por las regiones templadas y tropicales e, incluso por las regiones árticas. El mayor desarrollo de las gimnospermas vivientes ha sido alcanzado por las formas coníferas en las zonas templadas de ambos hemisferios. En general, las gimnospermas se encuentran en lugares netamente secos y, en algunos casos, incluso en regiones semidesérticas.

Clasificación

Clase Gimnospermas. Plantas con semillas generalmente situadas en la cara superior de escamas abiertas, frecuentemente agrupadas en conos. En algunas formas los óvulos se desarrollaron sobre la superficie o en los extremos de hojas vegetativas. Los tejidos leñosos están compuestos principalmente por elementos unicelulares, las traqueidas. Se distinguen dos subclases y siete órdenes de Gimnospermas:

Subclase Cicadofitas	
Línea de las cicadofitas.	
Orden Cicadofilicales o Pteridospermas	Formas fósiles
Orden Benetitales	Formas fósiles
Orden Cicadales	Formas fósiles y plantas vivas.
Subclase Coniferofitas	
Línea de las coniferofitas	
Orden Cordaitales	Formas fósiles

Escaneado con CamScanner

Orden Ginkgoales	Formas fósiles y actuales
Orden Coniferales	Formas fósiles y actuales
Orden Gnetales	Formas actuales

Cicadofilicales

Los restos fósiles más antiguos de plantas con semillas se encuentran en estratos de la era paleozoica y, según varios cálculos, su antigüedad se estima entre 100 y 250 millones de años (fig. 19-1). Entre las plantas con semillas fósiles más antiguas que se conocen hay algunas que se parecen muchos a los helechos, especialmente a sus formas fósiles. Tan manifiesto es el parecido que fueron consideradas al principio como helechos, pero el descubrimiento de sus semillas sujetas al follaje parecido al de los helechos permitió su identificación como plan-

Fig. 20-1. Paisaje carbonífero. Las hojas helechiformes portadoras de semillas son Cicadofilicales; los tallos mayores y conos que aparecen a la izquierda son los de las lepidodendrales; a la derecha una calamites; las plantas pequeñas que se observan en primer término son esfenofilas. *(Cortesía del Chicago Natural History Museum.)*

Escaneado con CamScanner

tas con semillas. Debido a estos caracteres, se les denomina también ***pteridospermas*** (figs. 19-2, 20-1).

Los tejidos epidérmicos indican semejanzas más estrechas con las gimnospermas que con los helechos. Restos fósiles demuestran que las Cicadofilicales poseyeron generalmente tallos delgados portadores de hojas parecidas en su forma a las de los helechos que estaban ampliamente espaciadas y dispuestas en espiral. El tallo delgado y el sistema vascular débilmente desarrollado indican que algunas de ellas fueron probablemente trepadoras.

Otras fueron más robustas y probablemente asemejaron a los actuales helechos arborescentes (fig. 19-2).

Las semillas se originaban individualmente sobre las hojas (fig. 20-1). En algunos casos, posiblemente los más primitivos, las semillas se formaban sobre pedúnculos ramificados que recuerdan los pedúnculos portadores de esporangios de las psilópsidas. En géneros considerados como posiblemente más avanzados, las semillas se formaban sobre la superficie de las hojas.

FIG. 20-2. *Monanthesia magnifica.* Cicadoidea cauliflora del cretácico superior de Mesa Verde, cuenca de San Juan, en el noroeste de Nuevo Méjico. Sección tangencial a través del armazón de las bases de viejas frondas con pequeños pedúnculos florales en cada axila, excepto en *A*, donde una base de fronda dejó de desarrollarse. La relación es casi tan persistente como la de las brácteas y escamas en el cono de un pino. Se observa la disposición de los haces en las bases de las frondas; asimismo, el haz del cilindro de los pedúnculos. Las brácteas inferiores aparecen cortadas. En *R* se indica el «ramento» o arista. *(Figura y explicaciones por George R. Wieland.)*

BENETITALES

Este grupo, frecuentemente designado como cicadoideas, se cree que se originó, como las cicas, a partir de las Cicadofilicales. Gozaron de una distribución mundial y se extinguieron en la era mesozoica (fig. 19-1). Algunas tuvieron tallos cortos y rechonchos de pocos centímetros hasta casi un metro de longitud, portadores de grandes hojas semejantes a las de los helechos o las palmeras (figura 20-2). Otras tuvieron tallos finos ramificados con hojas de limbo pequeño, y algunas pudieron ser árboles. El carácter más importante de estas plantas fue su producción tanto de micro como de macrosporofilas en la misma estructura espiral (fig. 20-3, *B*). Esta estructura biesporangiada las diferencia de los dos grupos vegetales con los que pudieron estar entroncadas, a saber, las Cicadofilicales, que producían estróbilos estaminados y ovulados sobre la misma planta, y las Cicadales, que producían conos estaminados y ovulados en plantas separadas.

Escaneado con CamScanner

Durante la era mesozoica, cuando los gigantescos dinosaurios rondaban por la tierra, las Cicadoideas, alcanzaron gran difusión, habiendo sido encontradas en todos los continentes. Las «Black Hills» (colinas negras) de Dakota del Sur, son los terrenos más famosos de los Estados Unidos para la búsqueda de sus fósiles. Éstos han llamado la atención tanto de los botánicos de campo como de los de laboratorio, especialmente Wieland, cuyas investigaciones han proporcionado la mayor parte de la información concerniente a las mismas.

Cicadales

Las cicadales están representadas en la flora fósil de comienzos de la era mesozoica (fig. 19-1) extendiéndose hasta la actualidad. Las cicadíneas actuales, representadas por 9 géneros y quizás 60 especies, son un simple resto de una flora otrora abundante. Son las plantas con semillas más primitivas actuales, y viven durante mucho tiempo. Son generalmente plantas de tallo corto y grueso, con grandes hojas semejantes a las de los helechos y palmeras (fig. 20-4). Algunas

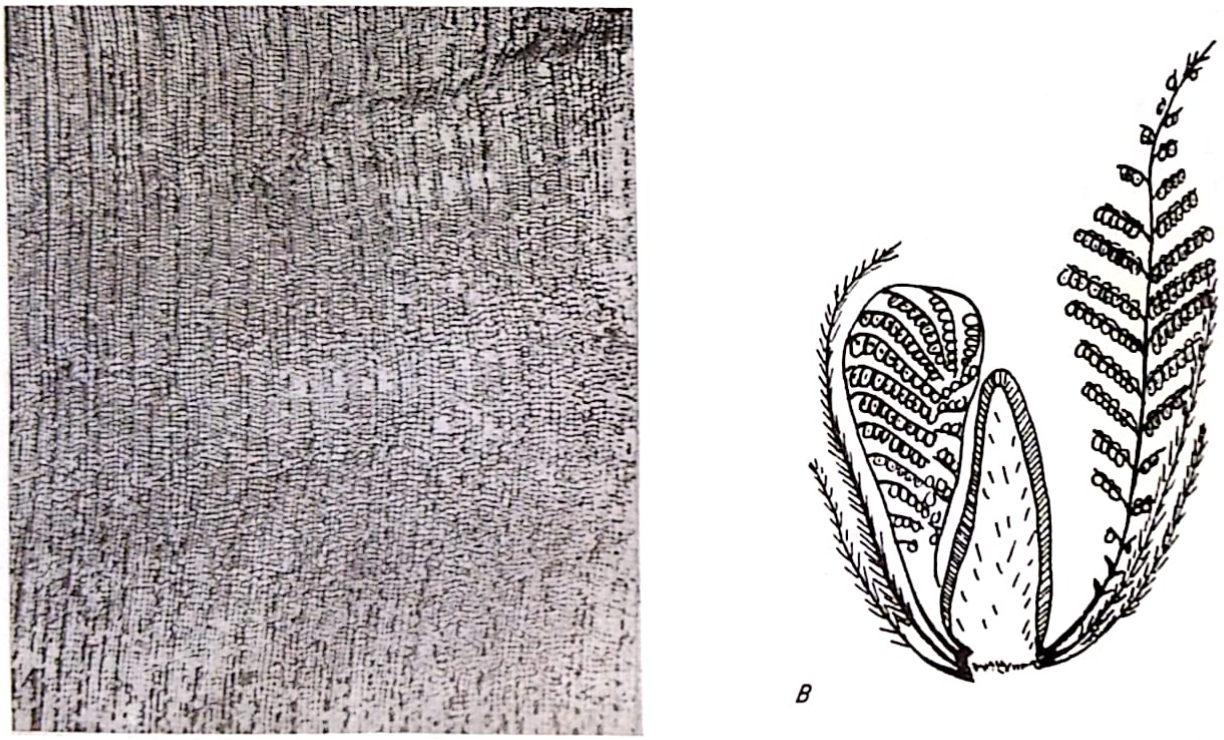


Fig. 20-3. *A*, microfotografía de una sección de un tallo de una gimnosperma fósil. *B*, *Cycadeoidea*. Esquema de una sección longitudinal a través de un estróbilo bisporangiado. En el centro se halla el cono apical estrechamente revestido por una zona de óvulos abortivos (?) cortamente pedunculados y escamas interseminales. A la izquierda se observa una sola fronda del disco estaminado hipógino, con pínulas muy reducidas portadoras de esporangios densamente acumulados. A la derecha se representa una fronda fértil semejante en posición extendida. Por fuera de las frondas se encuentran las brácteas peludas. Alrededor de tres cuartas partes de su tamaño original. *(Nuevamente dibujado a partir del diseño por el Dr. George R. Wieland, Am. J. Sci.,* **11**, *424, 1901.)*

Escaneado con CamScanner

especies alcanzan alturas de 15 ó 18 metros y son de porte arbóreo. Las hojas del género *Cycas* (fig. 20-5), conocidas como hojas de palmera en el comercio de flores, se utilizan ampliamente en decoración. Las cicadíneas son indígenas en las zonas tropicales y subtropicales de ambos hemisferios y se cultivan intensamente en dichas regiones como plantas ornamentales.

FIG. 20-4. *Dioon edule*, cicadínea de Chavarillo, Méjico. *(De C. J. Chamberlain, Elements of Plant Science, fig. 257, pág. 288, Mac Graw-Hill Book Company, Inc., Nueva York, 1930.)*

Las cicadíneas presentan ciertos caracteres anatómicos primitivos. Tienen una medula muy gruesa, una región de xilema escaso, y un gran córtex. Las bases foliares persisten recubriendo estrechamente al tallo. Aunque algunas cicadíneas están ramificadas, los tallos sin ramificar son característicos del grupo.

Las formas actuales son dioicas, produciéndose en pies separados los conos estaminados y ovulados. Las microsporofilas están agregadas en conos o estróbilos estaminados relativamente grandes (figs. 20-7, 20,9, 20-10). Las macrosporofilas oscilan desde estructuras algo parecidas a las hojas, agregadas en un estróbilo flojo, como en el género *Cycas* (fig. 20-8), hasta estructuras muy reducidas agregadas en un cono compacto, como en *Zamia* (figs. 20-6, 20-9). Al terminar, las microsporas originan los gametofitos masculinos y las macrosporas a los femeninos. El gametofito femenino adulto consta de una masa de tejido dentro de la nucela y los tegumentos del óvulo. Se forman cuatro o cinco arquegonios, cada uno de ellos constituido por dos células del cuello, una célula del canal del vientre, que generalmente se desintegra pronto, y un huevo (figura 20-11, *A-D*). En el desarrollo del gametofito masculino, la microspora, o grano de polen, mediante una serie de divisiones, forma una célula protálica, una célula tubo, y una célula generativa. La célula protálica persiste durante la vida del gametofito masculino.

El polen es expulsado en el estadio tricelular del microgametofito, carece de alas y es dispersado por el viento (fig. 20-12). Cuando el polen alcanza a un óvulo, en el cono ovulado, se forma un tubo polínico que crece a través de la nucela. El tubo polínico no conduce las células masculinas al arquegonio sino

Escaneado con CamScanner

FIG. 20-5. Cicadíneas (*Cycas revoluta*). Dos plantas a la izquierda presentan macrosporofilas agrupadas en conos ovulados. *(Fotografía proporcionada por los conservadores del Jardín Botánico de Nueva York.)*

que sirve de haustorio y se supone que realiza un papel de importancia al asegurar el aprovisionamiento de materiales nutritivos para el desarrollo del microgametofito. El desarrollo de muchos tubos polínicos destruye las células de la nucela, y el tejido queda frecuentemente desorganizado por completo por encima

FIG. 20-6. Cono ovulado de *Cycas revoluta*.

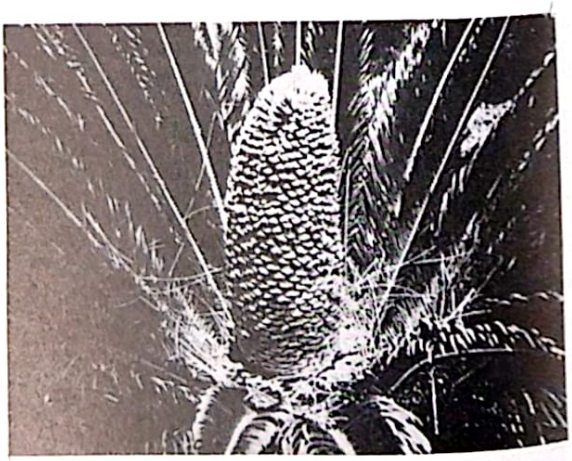


FIG. 20-7. Cono estaminado de *Cycas revoluta*.

Escaneado con CamScanner

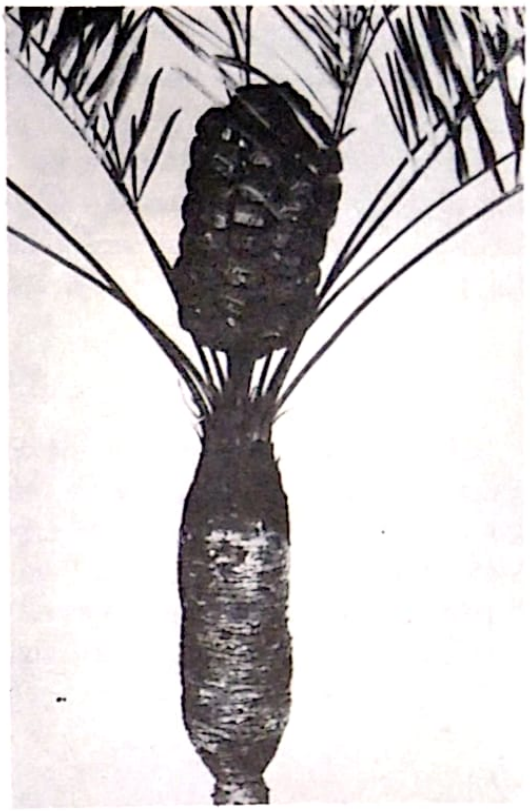


FIG. 20-8. *Zamia floridana.* Cono ovulado. *(Fotografía del Museo de Historia Natural de Chicago, de un negativo del doctor Charles J Chamberlain.)*

de la región del gametofito femenino que contiene los arquegonios.

El ulterior desarrollo del gametofito masculino consiste en la división de la célula generativa para formar una célula pedúnculo y una célula del cuerpo. La célula del cuerpo, por división, origina dos células masculinas, o espermatozoides, cada una de ellas provista de una formación enrollada, denominada blefaroplasto, portadora de centenares de flagelos (fig. 20-11, *E*, *F*). El espermatozoide móvil de las cicadíneas es uno de sus caracteres más primitivos. Los espermatozoides nadan en el líquido situado den-

FIG. 20-9. Conos estaminado y ovulado de *Zamia.*

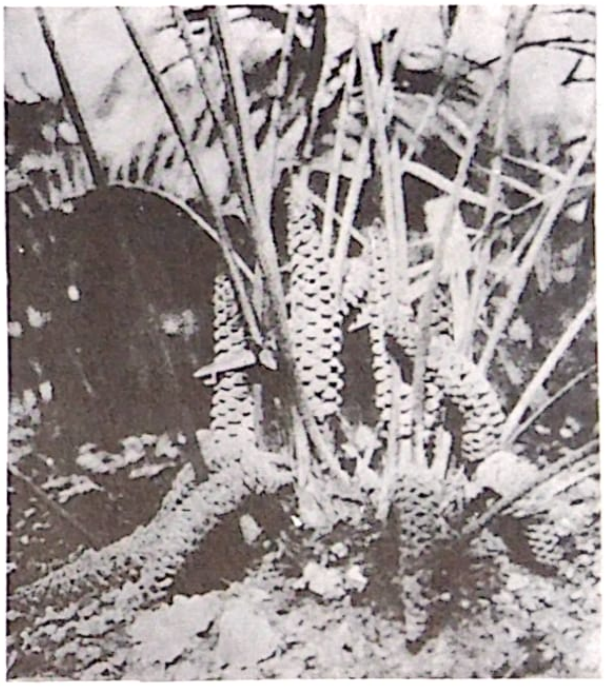


FIG. 20-10. Conos estaminados de *Zamia portoricensis. (Cortesía de la señora Chamberlain y de la Johnson Reprint Corporation, de C. J. Chamberlain, Gymnosperms: Structure and Evolution, University of Chicago Press, 1941.)*

Escaneado con CamScanner

tro de la cámara polínica, penetran en el cuello del arquegonio y uno de ellos fecunda al núcleo del huevo. El embrión se forma por divisiones repetidas del cigoto y en su madurez desarrolla dos cotiledones.

El tegumento de las semillas de las cicadíneas consta de tres capas de células, una media pétrea y la externa y la interna carnosas, ambas con haces vasculares. La capa carnosa externa se seca finalmente y se adhiere fuertemente a la capa media, formando una semilla de tipo duro.

Ginkgoales

El árbol *Ginkgo*, oriundo de China, es el único representante actual del orden Ginkgoales, que floreció con numerosos géneros y especies durante la era mesozoica (fig. 19-1). Este árbol, ampliamente cultivado en la actualidad como planta ornamental, tiene una historia ininterrumpida que se retrotrae en el pasado a los tiempos geológicos. Ninguna otra planta actual merece con tanta propiedad el calificativo de fósil viviente, como *Ginkgo*. Es un árbol alto, bellamente ramificado, frecuentemente con un eje central (fig. 20-13). Las hojas bilo-

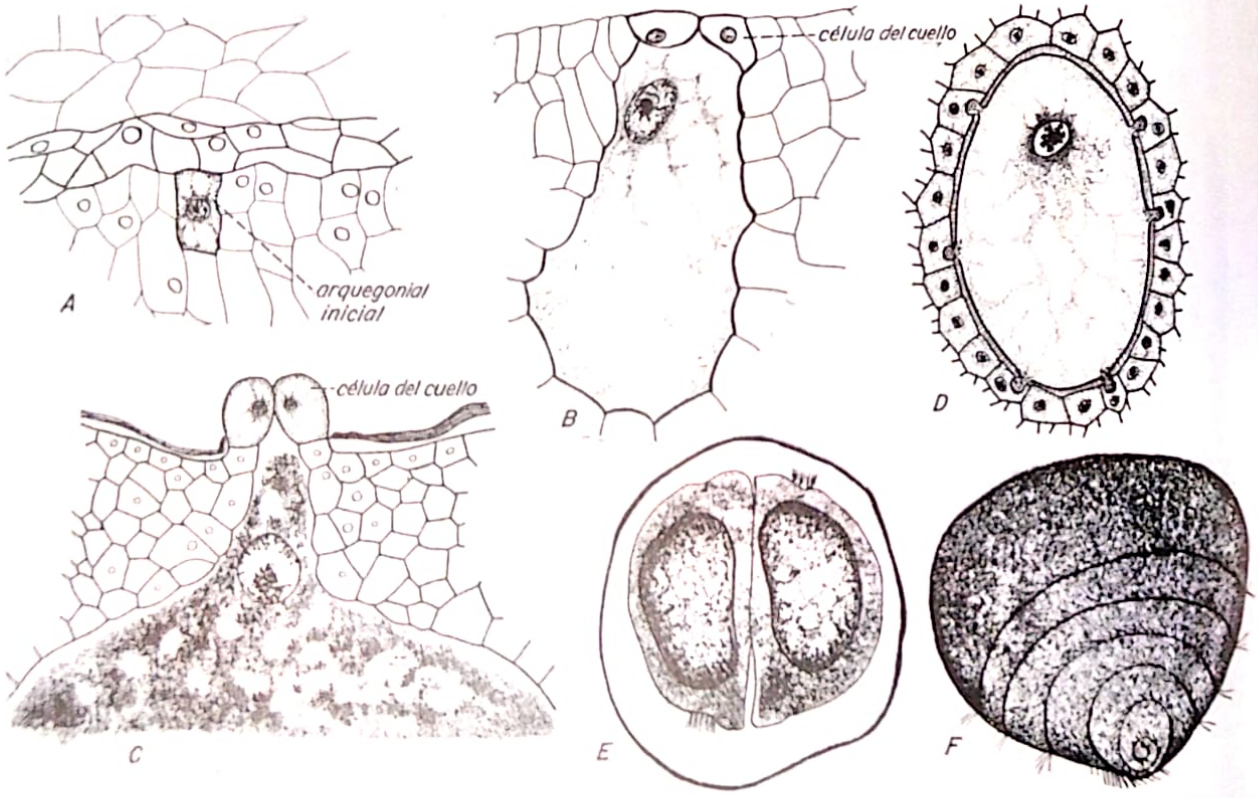


Fig. 20-11. Desarrollo del arquegonio y de los espermatozoides en las cicadíneas. *A-D*, arquegonios: *A*, célula arquegonial inicial, debajo de una capa nutritiva; *B*, arquegonio joven mostrando la célula central y dos células del cuello; *C*, estadio más avanzado con el núcleo antes de la división que dará origen al huevo y a los núcleos ventrales; *D*, arquegonio maduro cortado por uno de sus extremos, mostrando el huevo con el núcleo y haustorios extendidos por las células de cubierta circundantes; *E*, espermatozoides dentro del cuerpo celular; *F*, espermatozoide flagelado.

Escaneado con CamScanner

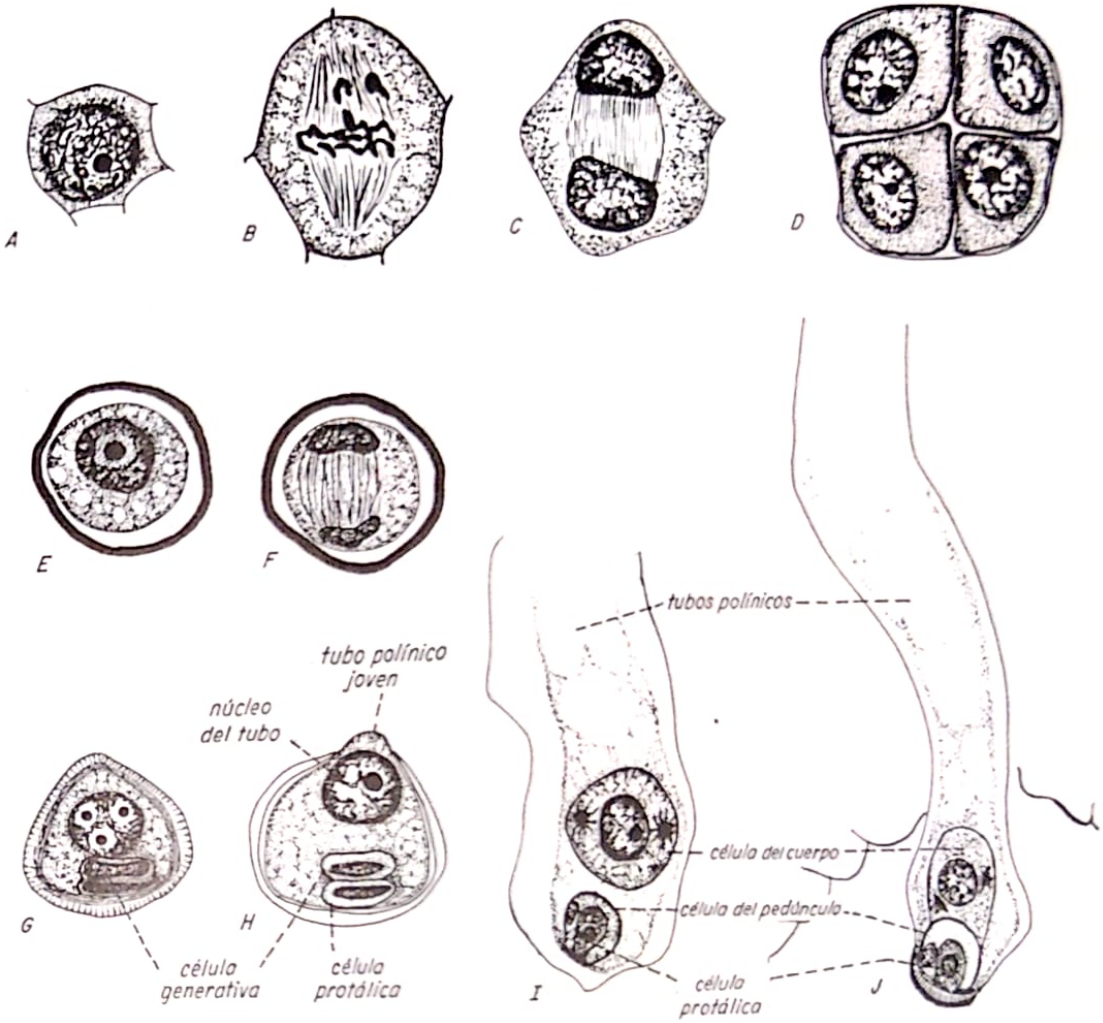


FIG. 20-12. Desarrollo de las microsporas y del gametofito masculino de una cicada. *A*, célula madre de las microsporas; *B*, metafase, y *C*, telofase, de la primera división de maduración; *D*, tétrada de microsporas; *E*, microspora; *F-H*, estadios en el desarrollo del grano de polen a partir de la microspora; *I*, *J*, tubos polínicos casi maduros.

buladas tienen venas ramificadas dicotómicamente (fig. 20-14, *C*), recordando su aspecto a las hojas del helecho *Adiantum*.

Sus ramas largas llevan hojas esparcidas, mientras que las ramas cortas tienen las hojas agrupadas y

FIG. 20-13. *Ginkgo* en el «campus» de la Pennsylvania State University, University Park, Pa. (*Fotografía por S. E. Northsen, The Pennsylvania State University, College of Agriculture, Photographic Service.*)

Escaneado con CamScanner

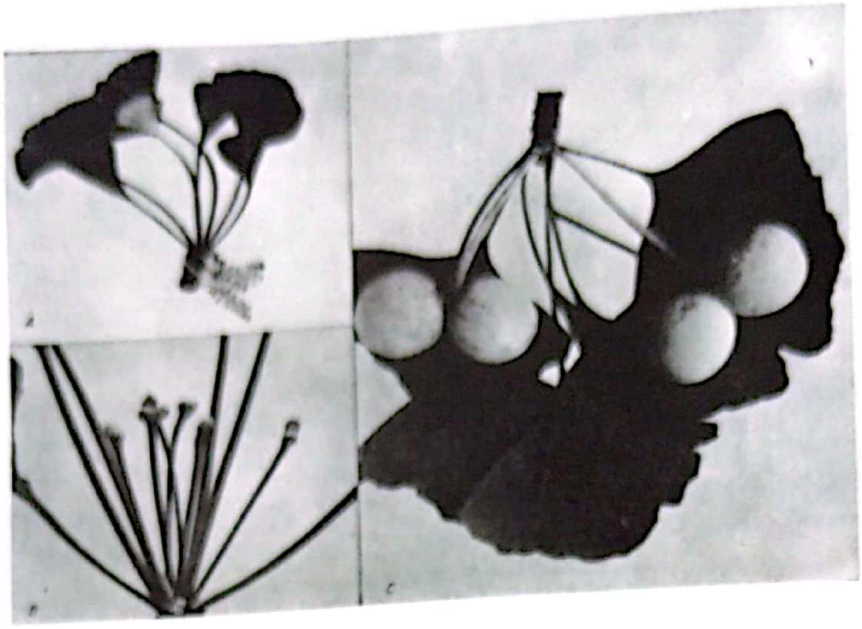


FIG. 20-14. Estructuras reproductivas de *Ginkgo biloba*. *A*, estróbilos estaminados hacia el tiempo en que es expulsado el polen; *B*, óvulos jóvenes tal como aparecen en el momento en que los estróbilos estaminados están en el estadio indicado en *A*; *C*, óvulos maduros formando semillas. *(Fotografías de A y B por D. S. Wright.)*

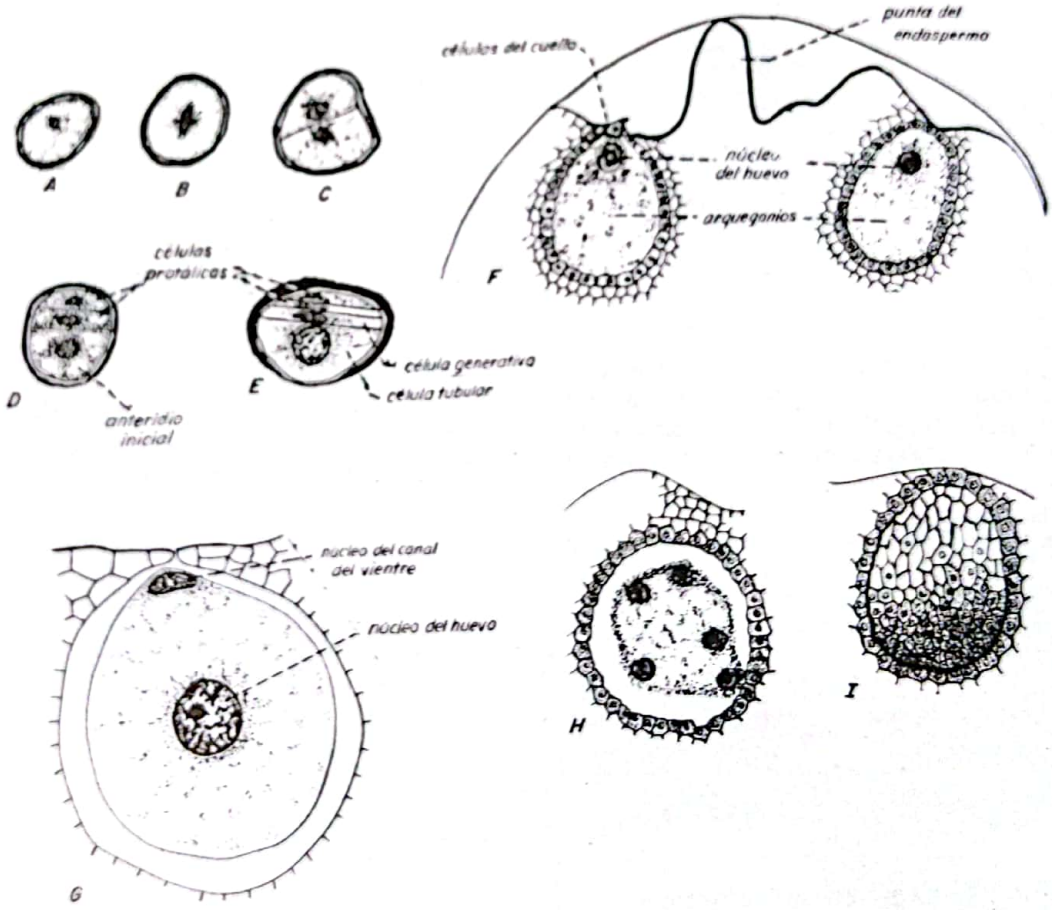


FIG. 20-15. Estructuras gametofítica y embrionaria de *Ginkgo*. *A-E*, primeras fases del desarrollo del gametofito masculino; *A*, microspora; *B*, *C*, primeras fases del desarrollo; *D*, estadio de tres células; *E*, grano de polen maduro; *F*, extremo micropilar del gametofito femenino; *G*, estadio ulterior; *H*, estadio nucleado libre del joven embrión; *I*, proembrión con pequeñas células en el ápice. *(Dibujos, excepto E y G, por Helen C. Deuss.)*

Escaneado con CamScanner

producen los órganos reproductores. *Ginkgo* es dioico; unos pies llevan los estróbilos estaminados y otros los estróbilos ovulados. Los estróbilos estaminados son formaciones flojas parecidas a amentos, y las microsporofilas y esporangios son de tipo primitivo. Los estróbilos ovulados adoptan la forma de largos pedúnculos fusionados siendo portadores de óvulos aislados (fig. 20-14, *A*, *B*). Los gametofitos de *Ginkgo* siguen las mismas líneas de desarrollo generales que las cicadíneas (fig. 20-15). La semilla de *Ginkgo* recuerda superficialmente un fruto de piedra, pero no son homólogos (fig. 20-14, *C*).

Coniferales

Caracteres generales. El orden Coniferales estuvo bien representado en tiempos geológicos pasados y actualmente está representado en la flora por las

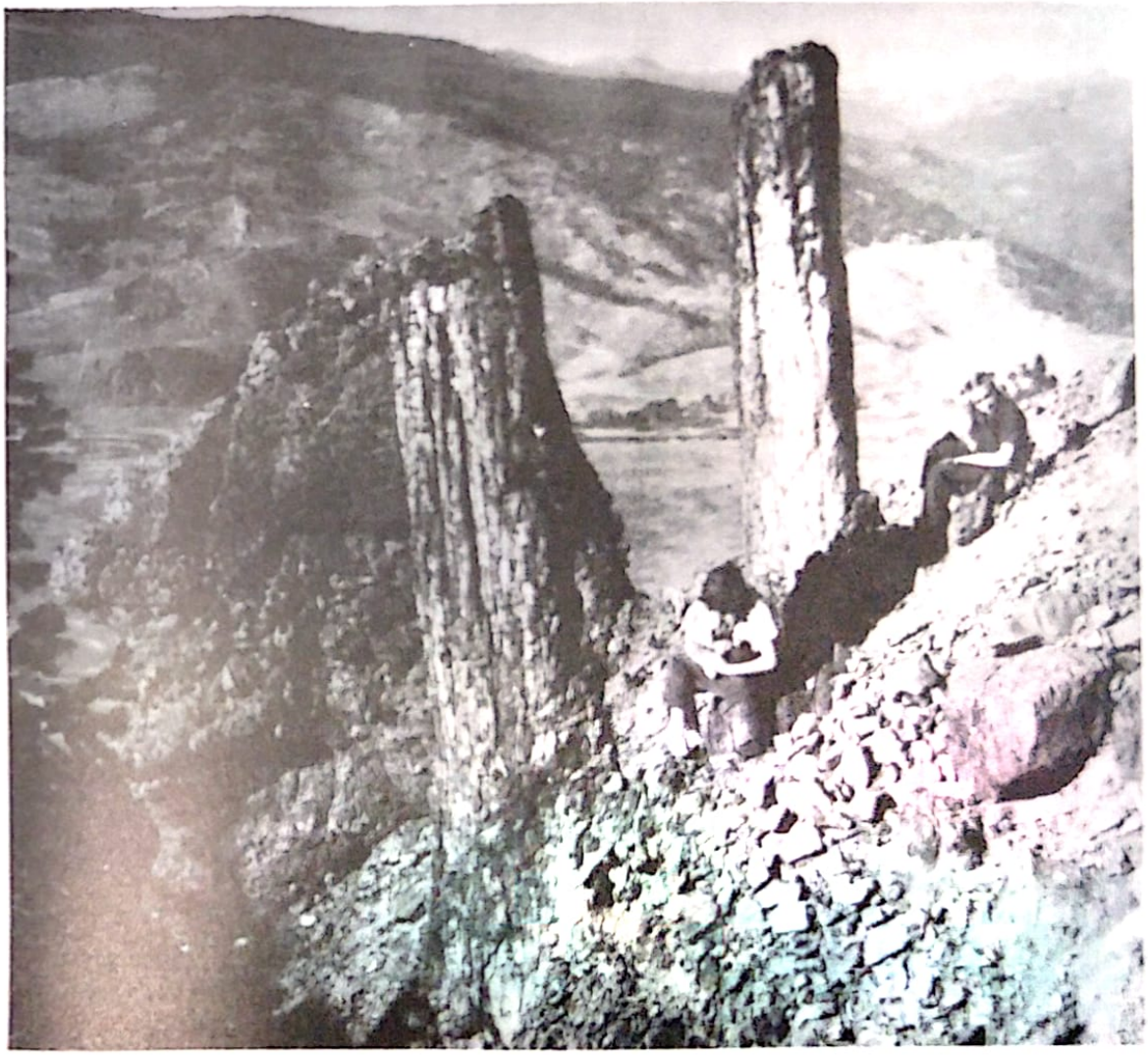


Fig. 20-16. Troncos fósiles de *Sequoia*, en Specimen Ridge, Parque Nacional de Yellowstone, Wyoming. (*Fotografía cortesía del National Park Service, Yellowstone Park.*)

Escaneado con CamScanner

FIG. 20-17. *Sequoia gigantea.* Árbol del general Sherman, en el Bosque gigante, Sequoia National Park, California. Uno de los árboles más antiguos, cuya edad se estima en unos 3500 años. Mide aproximadamente 83 m de altura y 31 m de circunferencia. *(Fotografía por Eddy y Mains, cortesía del Departamento del Interior, National Park Service.)*

Escaneado con CamScanner

FIG. 20-18. Pino de cono aristado *(Pinus aristata)*, en las Montañas blancas del Inyo National Forest, California. Algunos de estos árboles, según estimaciones del Dr. Edmund Schulman, de la Universidad de Arizona, serían de más de 4000 años de edad. *(Fotografía por Daniel Todd, cortesía del U. S. Department of Interior.)*

Escaneado con CamScanner

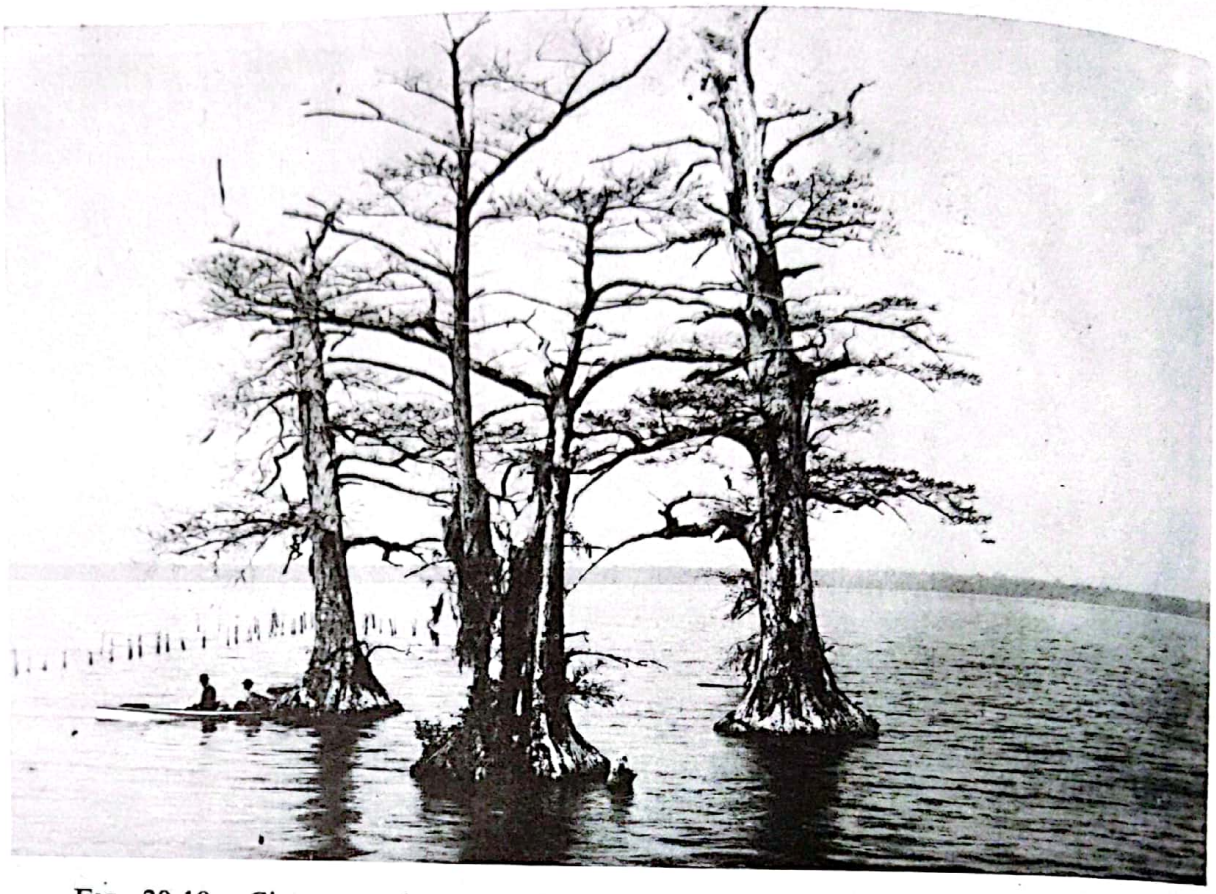


FIG. 20-19. Cipreses calvos en el Lago Drummond, *Taxodium distichum*, Dismal Swamp, Va. *(Fotografía cortesía del U. S. Forest Service.)*

FIG. 20-20. Hojas de *Agathis*. *(Dibujo por Helen D. Hill.)*

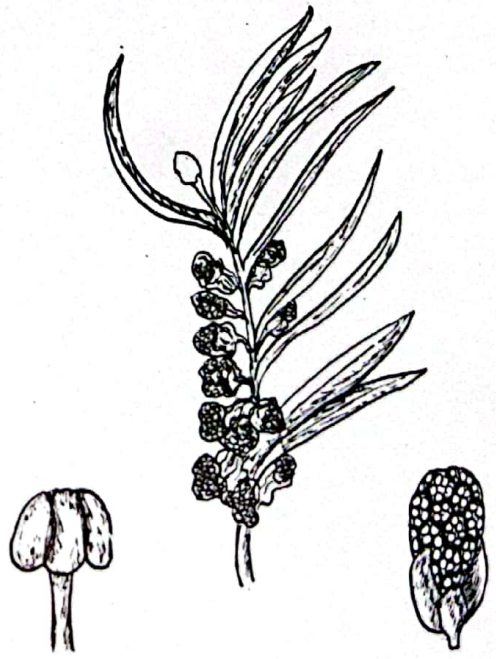


FIG. 20-21. Hojas vegetativas y conos estaminados de *Taxus*, cono aislado a la derecha y esporofila aislada de un cono a la izquierda. *(Dibujo por Helen D. Hill.)*

Escaneado con CamScanner

familias Pináceas, con 29 géneros y 245 especies, y Taxáceas, con 11 géneros y 105 especies. Las Pináceas se caracterizan por sus conos ovulados característicos, mientras que en las Taxáceas los óvulos solitarios quedan expuestos y las semillas desarrollan una cubierta carnosa. Algunos géneros característicos de las Pináceas son *Pinus*, pino; *Larix*, alerce; *Tsuga*, abeto del Canadá; *Pseudotsuga*, abeto de Douglas; *Abies*, abeto; *Sequoia*, madera roja; *Taxodium*, ciprés calvo; *Juniperus*, enebro; *Thuja*, árbol de la vida (figs. 20-16 a 20-19); *Araucaria*, conífera del hemisferio meridional, y *Agathis*, forma tropical de hojas anchas. Los géneros más importantes de las Taxáceas son *Podocarpus*, oriundo del hemisferio meridional, y *Taxus*, tejo, septentrional (fig. 20-21).

Por su forma y tamaño, las Coniferales varían desde pequeñas plantas rastreras, como *Juniperus horizontalis* (fig. 20-22) y plantas arbustivas como *Taxus canadensis*, uno de los tejos de las regiones templadas septentrionales, hasta los árboles gigantes de California, *Sequoia* (figs. 20-17, 20-23). La mayoría

FIG. 20-22. *Juniperus horizontalis*, el arbuto oscuro, de escaso porte, es la conífera que crece postrada sobre las dunas arenosas y orillas de lagos. *(Fotografía tomada en el Lago Bluff, Ill., proporcionada por el Dr. George D. Fuller.)*

Escaneado con CamScanner

FIG. 20-23. *Sequoia gigantea*, en Mariposa Big Tree Grove, California. (*American Forests Magazine, fotografía cortesía del U. S. Forest Service.*)

Escaneado con CamScanner

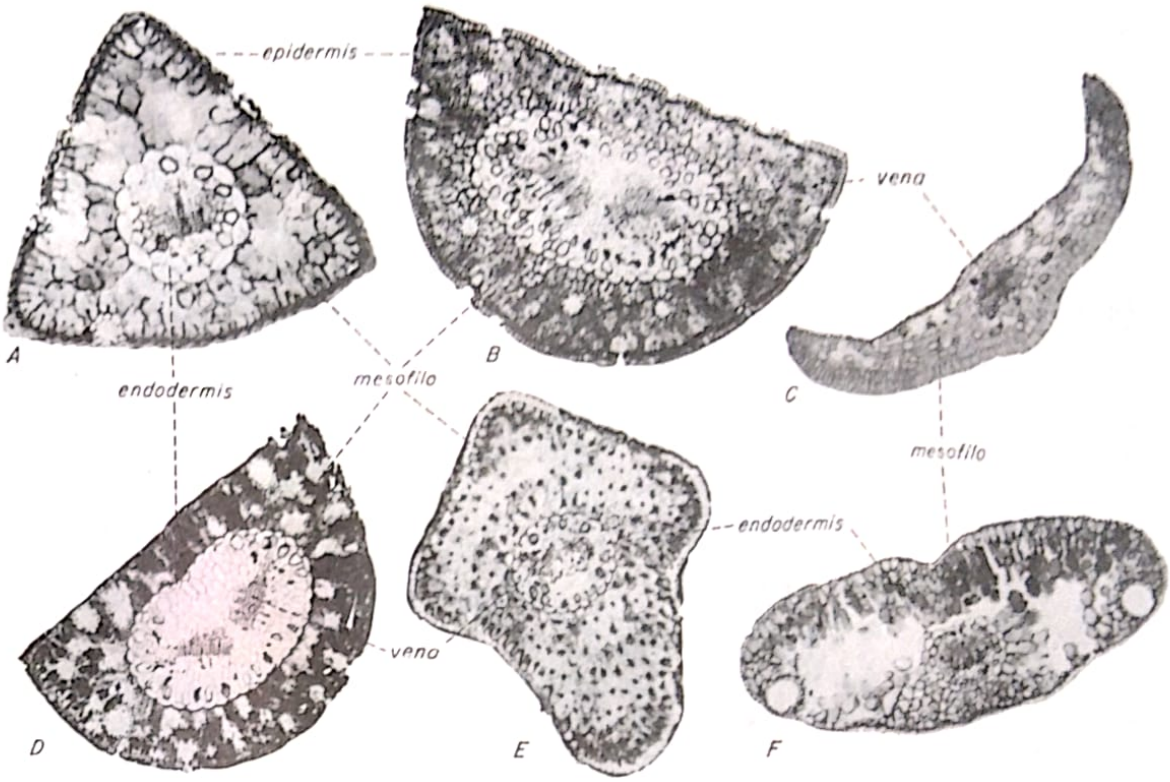


FIG. 20-24. Microfotografía de secciones transversales de diferentes hojas de coníferas. *A, Pinus strobus; B, P. Laricio; C, Taxus* sp.; *D, Pinus* sp.; *E, Picea excelsa; F, Pseudotsuga* sp.

de los miembros vivientes del grupo son altos árboles perennes de los bosques templados de ambos hemisferios.

En lo que se refiere a su estructura las coníferas difieren bastante entre sí. Los conductos resiníferos abundan en algunos géneros mientras que faltan por completo en otros El parénquima leñoso puede constituir un rasgo muy aparente del xilema de ciertos géneros y ser raro en otros. La diversidad se observa asimismo entre los gametofitos tanto masculinos como femeninos, en el embrión y en el modo de su desarrollo, incluido el número de cotiledones, que varía de 2 a 15.

El gran interés y simpatía que siempre se han asociado con los árboles portadores de conos, su amplia distribución y gran importancia económica, hacen que este grupo coniferofítico sea merecedor de la abundante literatura consagrada al mismo. El carácter perenne de muchos de sus miembros ha determinado su cultivo como árboles ornamentales. Muchas coníferas se utilizan como árboles de Navidad y en la construcción y algunos de ellos son conocidos por los productos que suministran, como la trementina, creosota y resina del abeto. La madera del tejo fue famosa como materia prima para la construcción de ballestas y arcos, siendo de importancia histórica en las batallas en las que se utilizaron estas armas.

Escaneado con CamScanner

Forma y estructura del esporofito. El cuerpo vegetal aparente de las coníferas es el esporofito, que consta de raíces, tallos y hojas. Casi todos estos árboles son altos y majestuosos, con ramificación excurrente. Las ramas laterales son característicamente más largas en la parte inferior del tronco, disminuyendo progresivamente hacia el ápice. Esta disposición de las ramas proporciona al árbol un agradable aspecto piramidal. En algunos géneros, como el *Pinus*, las ramas son de dos tipos. Las ramas largas, cuando jóvenes, tienen únicamente hojas escamosas y las ramas cortas llevan las hojas en forma de agujas (fig. 20-25).

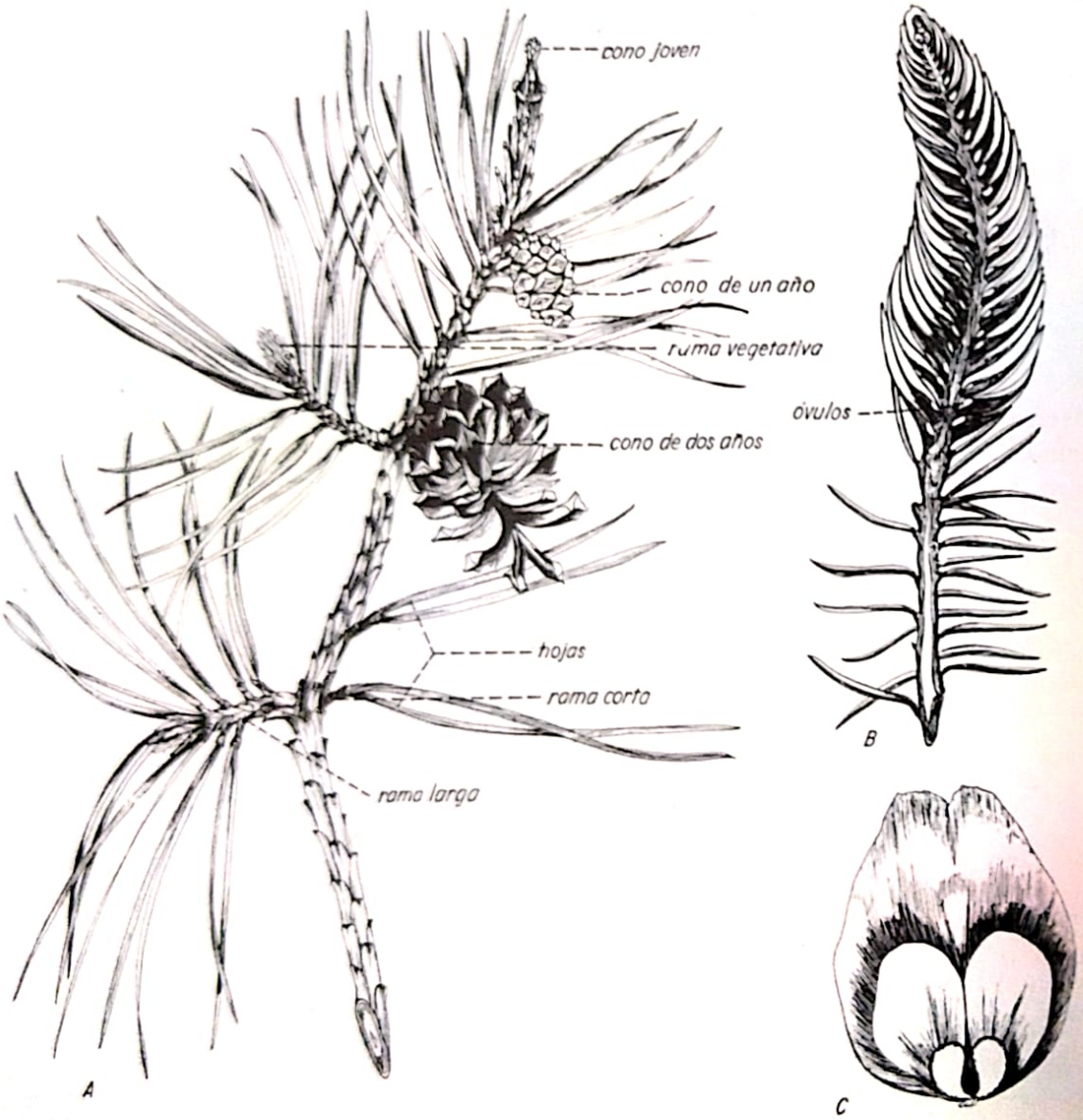


FIG. 20-25. Caracteres de la hoja, rama y cono de las coníferas. *A*, rama de pino con hojas y conos ovulados; *B*, cono ovulado del falso abeto, cortado longitudinalmente, mostrando las escamas con óvulos; *C*, detalle de una escama con dos óvulos. *(Dibujos por Elsie M. Dougle.)*

Escaneado con CamScanner

FIG. 20-26. Grupo de conos estaminados maduros de *Pinus pungens*.

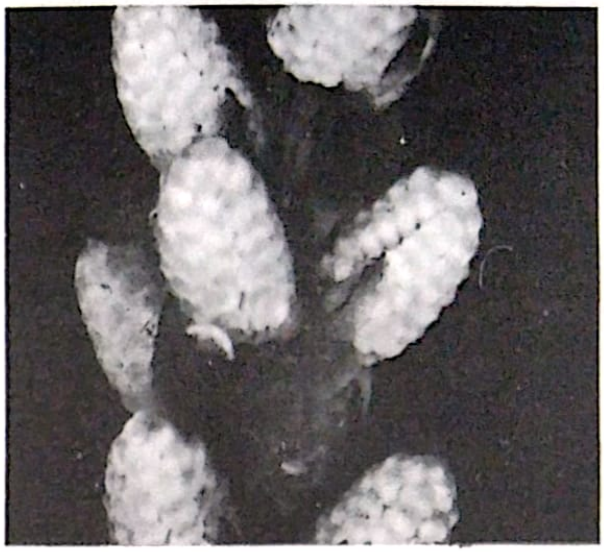


FIG. 20-27. Conos estaminados de pino.

En los pinos las hojas están agrupadas en haces de dos a cinco sujetas a una corta rama. Estas ramas cortas se originan a intervalos en los lados de los troncos más largos. La observación minuciosa de la rama corta, con sus fascículos de hojas revela que cada una de las ramas cortas portadoras de hojas está subtendida por una delgada hoja escamosa. La posición de la rama corta es la de una rama lateral, desarrollándose en el nudo de la rama larga.

Las hojas de las coníferas son aciculares, delgadas, con una gruesa epidermis, y muestran variación en su forma y estructura (fig. 20-24). Algunas coníferas poseen hojas estrechamente adosadas al tallo, o concurrentes, como en el enebro y en el árbol de la vida. Las hojas son generalmente conservadas durante 3 a 5 años o más. *Larix*, el alerce, expulsa sus hojas en otoño

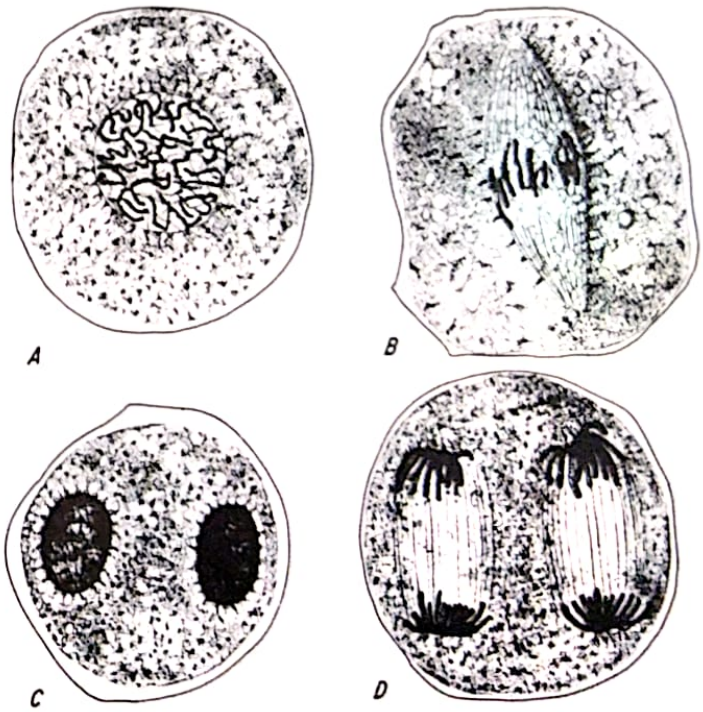


FIG. 20-28. Divisiones de maduración en las células madres de las microsporas de las coníferas. *A*, profase; *B*, metafase de la primera división; *C*, fase de diada; *D*, anafase de la segunda división. A consecuencia de estas divisiones se forman cuatro microsporas en cada célula madre de las microsporas, según se observa en la figura 20-33, *A*.

Escaneado con CamScanner

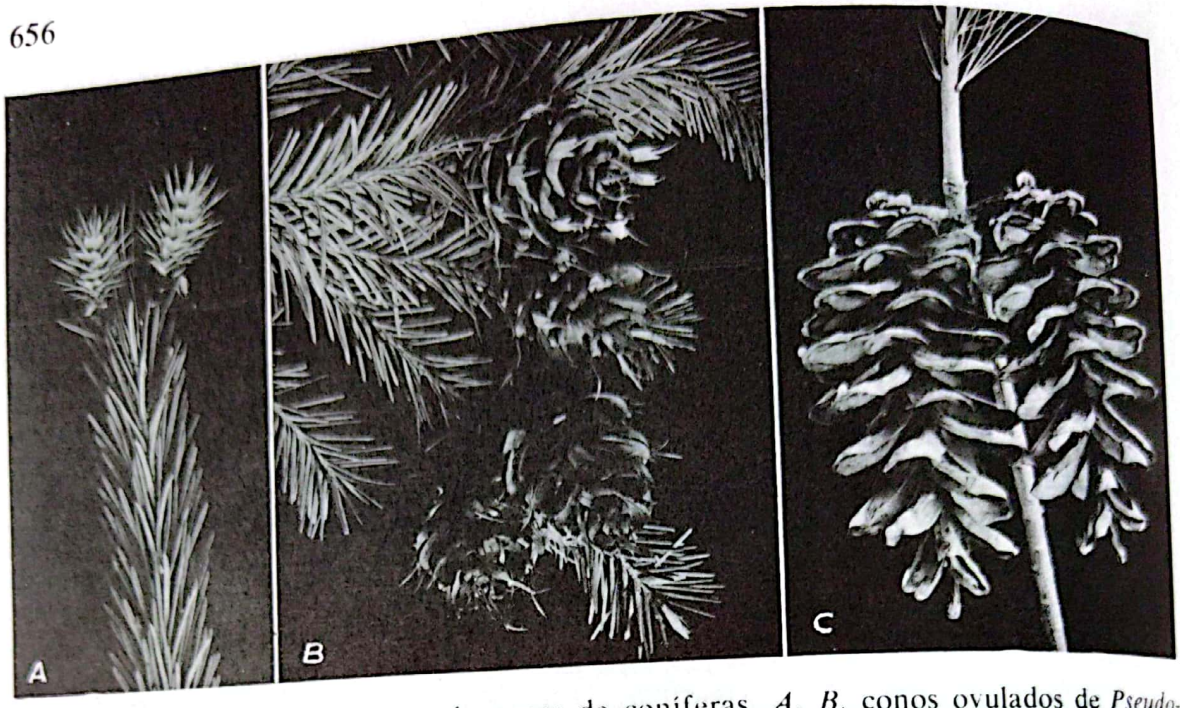


FIG. 20-29. Diferentes tipos de conos de coníferas. *A*, *B*, conos ovulados de *Pseudotsuga taxifolia*; *A*, joven, *B*, maduro (de un año); *C*, cono ovulado maduro de *Pinus strobus* (de dos años de edad).

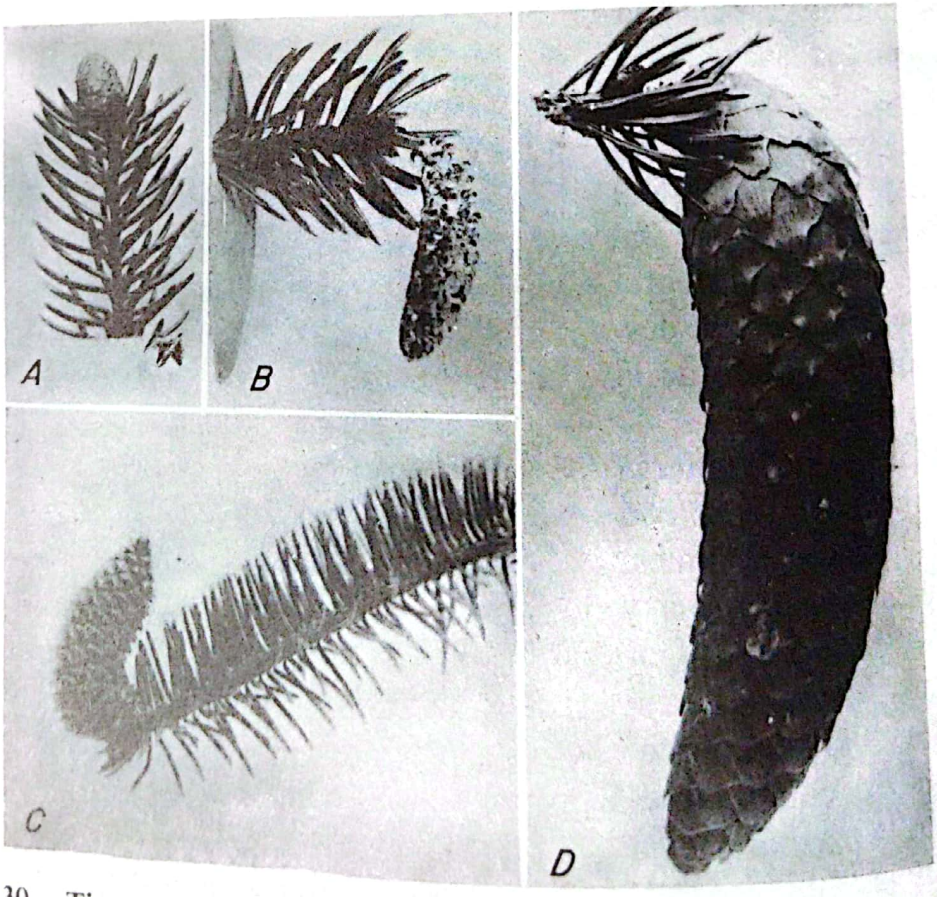


FIG. 20-30. Tipos de conos del falso abeto, *Picea excelsa*, *A*, cono estaminado joven; *B*, cono estaminado maduro; *C*, cono ovulado en el momento de la polinización; *D*, cono ovulado maduro. Los conos ovulados del falso abeto maduran en una estación.

Escaneado con CamScanner

de cada año y pasa el invierno con las ramas desnudas como otros árboles caducos.

Anatómicamente, las coníferas presentan un considerable progreso respecto a los demás representantes actuales de las Traqueofitas. Para una exposición de su anatomía véase el capítulo 8.

Estructuras productoras de esporas. Conos. Las esporofilas de las coníferas están organizadas en conos y ello sugiere el nombre de coníferas (figura 20-25). No todas las coníferas producen conos, pero sí lo hacen la mayoría de los miembros de la familia del pino. Los conos son de dos clases, los ***estaminados*** (microsporangiados) y los ***ovulados*** (macrosporangiados), estos últimos constituyen en su madurez la formación conocida con el nombre de cono o piña. El cono estaminado consta de un eje central o tallo y de las microsporofilas sujetas al mismo o escamas, cada una de las cuales lleva normalmente dos microsporangios en su superficie inferior o abaxial (figs. 20-26; 20-27; 20-32, *D*). El cono ovulado consta de un eje central y de las escamas o brácteas estrechamente imbricadas, algunas de las cuales son macrosporofilas (escamas ovulíferas), siendo cada una de ellas normalmente portadora de dos óvulos sujetos a su superficie superior o adaxial. Los óvulos, cada uno de los cuales consta de un macrosporangio rodeado por un tegumento único muy desarrollado, permanecen expuestos sobre la superficie de la esporofila de la manera característica de las gimnospermas.

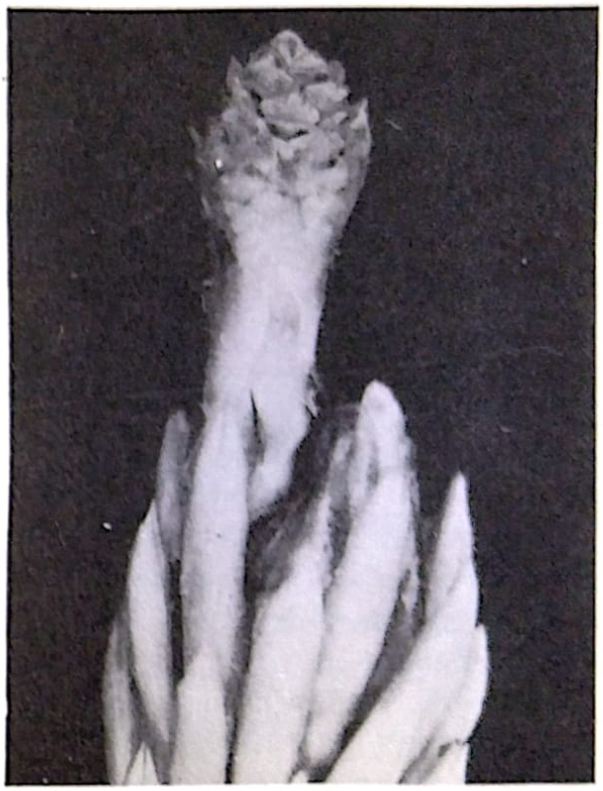


FIG. 20-31. Joven cono ovulado del pino en el momento de la polinización.

Muchas coníferas son monoicas, es decir, portadoras en el mismo pie de ambas clases de conos. Cada cono está generalmente separado de los de la otra clase, formándose generalmente en ramas distintas, pero se conocen excepciones. Algunas especies son principalmente dioicas, es decir, portadoras en cada pie de una sola clase de conos.

Raras veces en las plantas monoicas, los conos son bisporangiados, es decir, portadores a la vez de macrosporangios y microsporangios en partes diferentes del mismo cono.

Escaneado con CamScanner

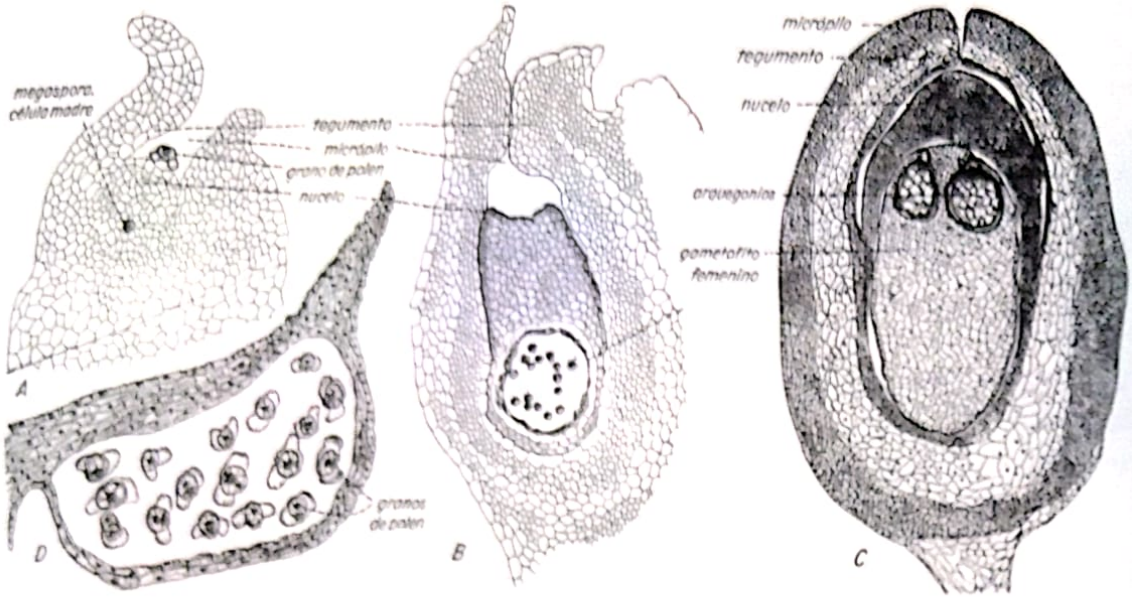


FIG. 20-32. Desarrollo de los órganos reproductores de las Coníferales. *A*-*C*, secciones longitudinales de óvulos; *A*, fase joven con grano de polen poco después de la polinización; *B*, estado nucleado libre del gametofito femenino; *C*, fase más vieja con gametofito femenino maduro, mostrando dos arquegonios; *D*, sección a través del microsporangio de un cono estaminado de falso abeto, con dos granos de polen maduros. *(A y B dibujado por Helen D. Hill; C y D por Jeannette Ritter.)*

Los conos estaminados son formaciones pequeñas, poco aparentes, que persisten en la mayoría de los géneros únicamente por espacio de unas pocas semanas en primavera. Dentro de cada microsporangio se forman las células madres de la microspora (microsporocitos), los cuales, mediante los procesos de maduración (fig. 20-28), dan lugar a las microsporas. Cada una de las células madres de las microsporas forma una tétrada esférica de cuatro microsporas, que se forman en grandes cantidades y que en la madurez forman un polvillo amarillento.

Los conos ovulados tienen una duración más larga que la de los estaminados (figs. 20-25, 20-29). En algunos géneros, como en el abeto (fig. 20-30), los conos ovulados se desarrollan en un año; en otros, como en el pino, se necesitan dos años para el desarrollo completo. Después de la madurez, los conos pueden permanecer sobre los árboles, en algunos casos durante varios años después de que han expulsado a las semillas. En sus fases juveniles, los conos ovulados de muchos géneros son poco visibles, tanto que pueden pasar inadvertidos por completo (figs. 20-25, 20-31).

Los óvulos, integrados por el macrosporangio rodeado por el tegumento, están localizados sobre la cara inferior de la escama ovulífera. En los pinos, el macrosporangio es un cuerpo ovoide y el tegumento, que más tarde constituye la cubierta seminal, lo recubre a manera de excrecencia cupuliforme. En el extremo del óvulo, las partes del tegumento que le rodean no entran en

Escaneado con CamScanner

contacto, dejando una abertura denominada micropilo. Este orificio permite la entrada de los granos de polen, pudiendo éstos entrar en contacto con el macrosporangio (fig. 20-32, *A*).

El macrosporangio, ahora denominado nucela, está generalmente indiferenciado en las fases jóvenes, pero más pronto o más tarde hacen su aparición una o varias células madres de las macrosporas hacia el centro de la nucela. En muchos géneros se forma una sola célula madre de las esporas; en algunos otros y bajo ciertas condiciones pueden llegar a formarse desde una hasta cinco o seis. Cada célula madre de la macrospora sufre la meiosis y origina a un grupo de cuatro macrosporas (sólo tres en algunas especies de pinos), cada cual con el número haploide de cromosomas. Las cuatro macrosporas se disponen generalmente en una fila vertical en el esporangio formando una tetrada lineal. Esta disposición lineal de las macrosporas es característica de muchas plantas con semillas pero no es general.

Como el esporofito de las Coniferales es perenne, su vida no acaba con la formación de las macro y de las microsporas. Los procesos de maduración inician la fase gametofítica, que determina el desarrollo de los gametofitos masculinos y femeninos, pero las hojas, raíces y tallos persisten de año en año.

Las estructuras gametofíticas. La heterosporia, presente ocasionalmente en las plantas vasculares inferiores, constituye la regla en las gimnospermas. La tendencia a la reducción de las formaciones gametofíticas, observada por primera vez en otros miembros de las Pterópsidas, va mucho más hacia allá en las Gimnospermas. En el gametofito masculino de las Coniferales los espermatozoides quedan reducidos a células inmóviles, carácter que aparece aquí por primera vez en la evolución de los vegetales. Esta falta de motilidad en las Coniferales es considerada como otro paso más en la reducción de las estructuras gametofíticas. No obstante, merece indicarse que los espermatozoides nadadores se encuentran todavía en dos órdenes de Gimnospermas, las Cicadales y las Ginkgoales.

El gametofito femenino. El desarrollo del gametofito femenino se realiza por completo en el interior del macrosporangio o nucela del óvulo (fig. 20-32, *B*, *C*). El gametofito depende por completo para su nutrición de las viejas estructuras esporofíticas. En el pino, la macrospora basal de la tétrada lineal se desarrolla constituyendo un gametofito femenino. La macrospora funcional permanece en estado de reposo durante cierto tiempo y comienza a desarrollarse únicamente después de que una parte considerable de la nucela ha sido digerida por el tejido tapetiforme circundante. Entonces, la macrospora que ocupa una posición central en una vacuola resultante de la digestión, sufre una serie de divisiones, cuyo resultado es la producción de alrededor de 2000 núcleos. Estos núcleos ocupan una posición central en el interior de una masa común de citoplasma, siendo más tarde separados por membranas, cuya formación se inicia en el extremo micropilar y se extiende finalmente hacia el extremo chalazal

Escaneado con CamScanner

del gametofito, que se transforma en una masa ovalada sólida de tejido.

Los arquegonios se forman generalmente en el extremo micropilar del gametofito femenino ovalado (fig. 20-32, *C*). Cada arquegonio desarrolla a partir de una sola célula inicial una célula superficial del gametofito, y consta de un cuello muy corto, de una célula del canal ventral y de un huevo. No hay células del canal del cuello, estando formado éste por sólo dos células de la pared, en número variable de 2 a 12, siendo 8 el número más corriente. La célula del canal del vientre es generalmente menor que la célula huevo. Pronto se desintegra, quedando la célula huevo como único contenido del arquegonio. La pared del arquegonio está constituida por las células vegetativas estériles adyacentes del gametofito femenino, denominada cubierta arquegonial, la cual, además de desempeñar este papel, parece intervenir también en la nutrición de las células del arquegonio.

En la madurez, el arquegonio es una formación ovalada muy hundida en el gametofito femenino, y el huevo, con su núcleo y citoplasma abundante, llena toda la cavidad. Generalmente los arquegonios están agrupados en la región micropilar del gametofito femenino, y el número de arquegonios varía mucho en los diferentes géneros. En el pino se forman de dos a cinco arquegonios, mientras que en la madera roja gigante *(Sequoia)*, se ha indicado el número de 60. Otros géneros poseen arquegonios en número variable de 2 a 100.

El gametofito masculino. Los primeros estadios de desarrollo del gametofito masculino (fig. 20-33) tienen lugar por completo dentro de la pared de la microspora y dentro del microsporangio. Generalmente es expulsado del cono estaminado formando el polen cuando constituye una estructura tetracelular. Después de que el polen ha alcanzado la cámara polínica, en el extremo micropilar del óvulo, se desarrollan el tubo polínico y el gametofito masculino (figura 20-33, *E*, *F*).

En el pino, las primeras divisiones dentro de la microspora determinan generalmente la producción de dos ***células vegetativas*** estériles (fig. 20-33, *B*). Éstas son pequeñas células lenticulares que generalmente ocupan una cara del grano de polen en desarrollo y se desintegran muy pronto. Se consideran como homólogas del talo gametofítico de las plantas no vasculares y de los miembros más primitivos de las Traqueofitas. En otros géneros de Coniferales, el número de células vegetativas puede variar desde ninguna hasta 48. Allí donde se encuentran están formadas por las sucesivas divisiones de la ***célula central*** de la microspora.

Después de la formación de las células vegetativas (talo) la célula central se convierte en una ***célula anteridial*** que se considera como homóloga del anteridio de las plantas inferiores. Esta célula se divide para formar la ***célula del tubo*** y la ***célula generativa.*** La célula del tubo se relaciona con el desarrollo subsiguiente del tubo polínico. La célula generativa es una pequeña célula esférica que consta de un gran núcleo y de una cantidad relativamente peque-

Escaneado con CamScanner

ña de citoplasma bastante denso rodeado por una membrana delimitada pero no por una pared celulósica. La célula generativa se divide para producir los ***espermatozoides*** o gametos masculinos. Típicamente en el pino, el joven gametofito masculino (polen) consta de cuatro células, las dos células vegetativas estériles, la célula del tubo y la célula generativa (fig. 20-33, *D*). Aproximadamente en esta fase del desarrollo, los granos de polen son expulsados de los microsporangios, siendo transportados por el viento (polinización) a los conos femeninos, donde entran en contacto con los óvulos (fig. 20-32, *A*).

Polinización y fecundación. El polen de algunos géneros es alado, mientras que en otros géneros está desprovisto de alas. Cuando éstas se hallan

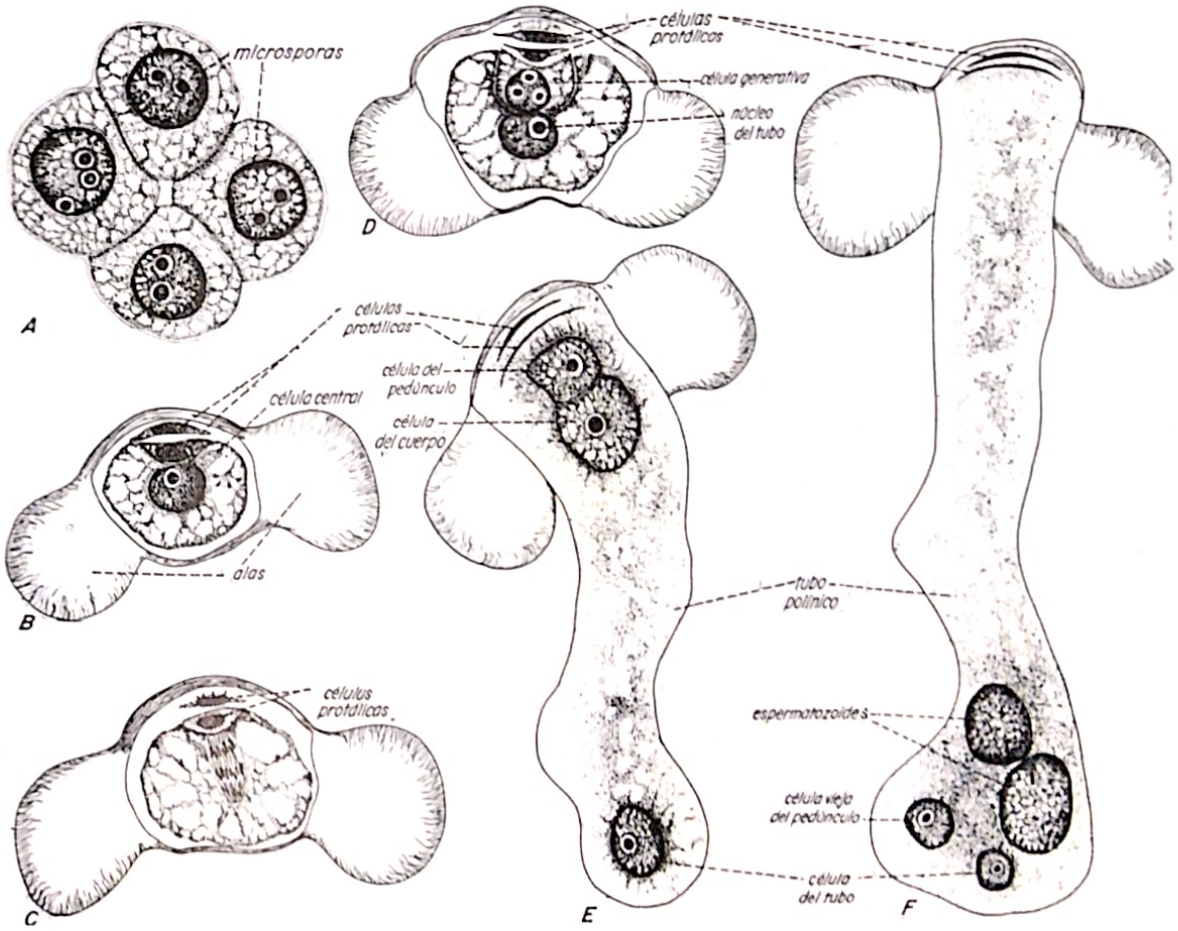


FIG. 20-33. Microsporas y desarrollo del gametofito masculino. *A*, tétrada de microsporas; *B*, grano de polen con dos células vegetativas o protálicas, célula central y alas; *C*, división de la célula central para formar la célula vegetativa y la célula del tubo; *D*, fase mostrando la célula generativa, la célula del tubo, y dos células protálicas; *E*, representación esquemática de la germinación del grano de polen, mostrando el desarrollo del tubo polínico; las dos células protálicas están degenerando; la célula generativa se ha dividido ya para formar la célula del pedúnculo y una célula del cuerpo; *F*, representación esquemática del tubo polínico maduro con el contenido; la célula del cuerpo se ha dividido para formar las dos células masculinas o espermatozoides; la célula del pedúnculo, la célula del tubo y las células protálicas son todavía visibles. *(Dibujos por Helen D. Hill.)*

Escaneado con CamScanner

presentes, están formadas por la extensión o inflación de la cubierta exterior de las esporas. Estas extensiones aparecen en los dos lados de la espora, formando un grano de polen con dos alas. En el momento de la polinización los jóvenes conos femeninos permanecen erguidos en los extremos de las ramas (fig. 20-31). Los granos de polen que se introducen entre las escamas del joven cono ovulado, alcanzan a los óvulos situados en la base de las escamas ovulíferas o macrosporofilas. El óvulo segrega una gota de material resinoso en la que cae el grano de polen y al secarse esta substancia resinosa los granos de polen son atraídos a través del micrópilo, siendo puestos en contacto con los tejidos del macrosporangio o nucela. Después de la polinización, los gametofitos masculino y femenino completan su desarrollo.

Transcurrido un período de tiempo variable según los diferentes géneros, el tubo polínico inicia su crecimiento y penetra en el interior de los tejidos del macrosporangio. Tempranamente en la fase de desarrollo del tubo, el núcleo emigra del grano polínico hacia el extremo del tubo polínico. Más tarde, la célula generativa se divide en dos células, una denominada la ***célula del pedúnculo***, y la otra la ***célula del cuerpo*** (fig. 20-33, *E*). La célula del pedúnculo es estéril y no interviene en la reproducción. Al alargarse el tubo polínico, la célula del pedúnculo se introduce hacia el extremo del tubo polínico. La división final que tiene lugar en el gametofito masculino es la división del cuerpo de la célula para formar los dos gametos masculinos (fig. 20-33, *F*). Los gametos masculinos de las Coniferales son inmóviles.

El tubo polínico, con sus dos células masculinas o espermatozoides, crece a través del tejido nucelar en forma de cono, el pico nucelar, entre el micropilo y el gametofito masculino. Un tubo polínico crece por dentro del cuello del arquegonio, aplastando las células el cuerpo, y penetra en el arquegonio. Cuando el tubo polínico penetra en el arquegonio, su contenido es descargado. La fecundación se realiza mediante la fusión del núcleo de un espermatozoide (el otro se desintegra) con el núcleo del huevo (fig. 20-34, *A*). La fusión se realiza lentamente, permaneciendo los cromosomas de cada gameto diferenciados durante algún tiempo. El tiempo transcurrido entre la polinización y la fecundación varía considerablemente. En algunos géneros, la polinización y la fecundación se realizan en el transcurso de unas pocas semanas. Tal es el caso del abeto, abeto del Canadá, árbol de la vida y otros. En otros géneros, incluido el pino, la polinización tiene lugar en la primavera de un año y la fecundación en la primavera del año siguiente, mediando entre ellas un período de 11 meses.

El embrión, la semilla y la plántula. El embrión de las Coniferales difiere considerablemente en los diversos géneros. Consideraremos aquí el desarrollo del embrión en el pino, por ser el mejor conocido.

Después de la fecundación, el núcleo del cigoto se divide. Los dos núcleos resultantes se dividen a su vez, formándose así cuatro núcleos (fig. 20-34), que emigran hacia la base del arquegonio, disponiéndose en un mismo plano. La

Escaneado con CamScanner

división simultánea de los cuatro núcleos origina la formación de dos placas, constando cada una de ellas de cuatro núcleos (fig. 20-34, *C*). A continuación, comienzan a formarse las membranas que separan a estos núcleos. La placa externa de núcleos carece de membranas completas, así pues, las células se abren hacia el lado superior y por consiguiente, los núcleos están conectados con el citoplasma original del huevo. Siguen las divisiones en las placas superior e inferior y resultado de ello es que el proembrión consta de cuatro placas, cada una de ellas de cuatro células (fig. 20-34, *E*). La más inferior de estas cuatro placas de células se denomina ***apical.*** La adyacente a ella forma el ***suspensor,*** estructura alargada que empuja el embrión en desarrollo dentro del viejo gametofito femenino, rico en alimentos almacenados. La placa situada por encima del suspensor es la llamada ***roseta*** y la más superior de todas se denomina placa abierta.

El desarrollo de varios embriones ***(poliembrionía)*** a partir del proembrión es bastante frecuente en el pino y en muchas otras coníferas. En el pro-

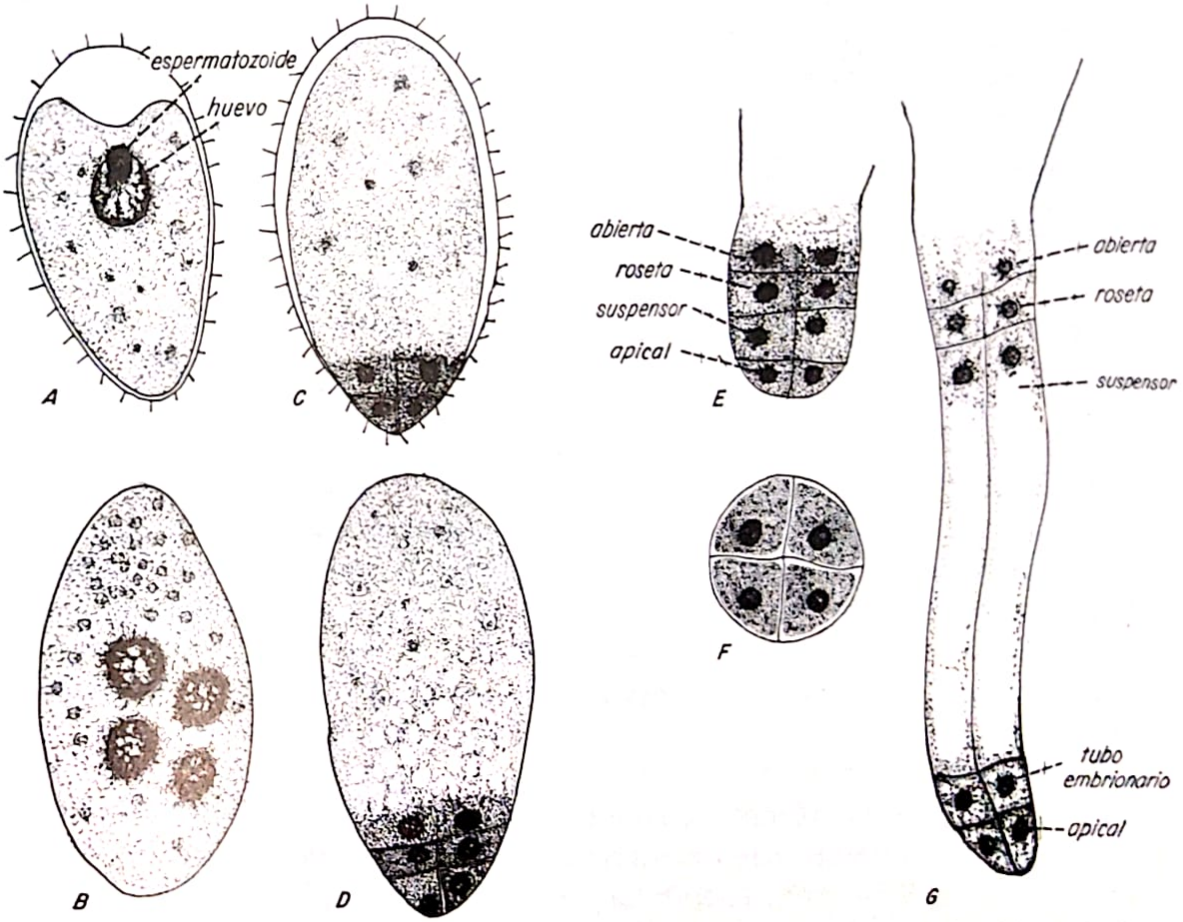


FIG. 20-34. Fecundación y desarrollo del embrión en las coníferas. *A*, singamia; *B*, comienzos del desarrollo del embrión; *C*, dos placas de cuatro células cada una; *D*, *E*, desarrollo continuado del embrión; *F*, vista transversal de *E*; *G*, formación de las células del suspensor. *(Dibujos por Helen D. Hill.)*

Escaneado con CamScanner

embrión, constituido por 16 células distribuidas en cuatro placas de cuatrc células cada una, la placa superior está abierta y sus células se desintegran pronto. La siguiente placa de cuatro células está constituida por las denominadas células en roseta, y, ocasionalmente, una o más de estas células pueden dar lugar a pequeños embriones en roseta, de vida efímera, que pronto abortan. Un aspecto mucho más importante de la producción de embriones múltiples lo constituye la separación longitudinal de las placas de células más inferiores y su desarrollo subsiguiente hasta dar lugar a embriones.

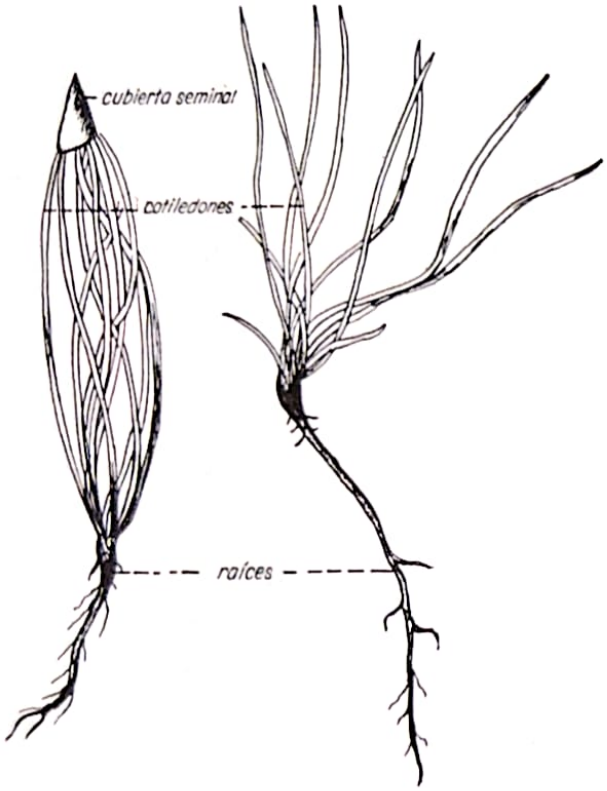


FIG. 20-35. Plántulas de pino.

Durante el alargamiento de la placa de células del suspensor, la placa de cuatro células apicales se divide para dar lugar a células adicionales (fig. 20-34, *G*) que se alargan como las células del suspensor situadas por encima de ellas y se denominan ***tubos embrionales.*** Divisiones sucesivas pueden originar otros tubos embrionales. La separación determina la existencia de cuatro embriones que se desarrollan independientemente, cada uno de ellos constituido por una célula apical, una o más células del tubo embrionario y una célula primaria del suspensor. La competición entre los embriones que se desarrollan simultáneamente determina por lo general la supervivencia de uno sólo. En la semilla madura no quedan indicios de los embriones adicionales.

El embrión adulto de pino consta de una raíz y tallo primarios, cuyo ápice está rodeado por un verticilo de cotiledones. La ***semilla*** está constituida por el embrión incluido en los restos del macrogametofito macizo, el cual, a su vez, está recubierto por la cubierta de la semilla. Esta cubierta consta esencialmente de una porción externa más dura derivada de la capa pétrea del tegumento y de los restos de la parte interior carnosa del tegumento a modo de delgada capa de papel.

Existe una considerable variación de tamaño en las semillas de las coníferas. El pino piñonero tiene las semillas lo suficientemente grandes para ser utilizadas como alimento.

Escaneado con CamScanner

Las semillas germinan generalmente con lentitud después de un prolongado período de reposo. Algunas, sin embargo, germinan antes de la expulsión de las semillas del cono. Al germinar, el embrión emerge, empujando generalmente la cubierta seminal hacia arriba a través de la parte anterior de los cotiledones. Finalmente, los varios cotiledones quedan liberados de la cubierta seminal y la joven plántula de conífera inicia un largo período de desarrollo para dar lugar al esporofito adulto (fig. 20-35).

Gnetales

El orden Gnetales es un grupo moderno en comparación con los restantes órdenes de gimnospermas, estando constituido por tres géneros, *Ephedra*, *Weltwitschia* y *Gnetum*. Estos géneros comprenden un grupo de plantas que, si bien son gimnospermas sin ningún género de dudas, es de relaciones inciertas. Las plantas son muy diferentes, en todos los aspectos, y se ha sugerido que cada género debería situarse en un orden separado. *Ephedra*, planta arbustiva o rastrera que desarrolla únicamente hojas escamosas, crece en las regiones secas de ambos hemisferios (fig. 20-36). Determinadas especies viven en Méjico y en la región sudoeste de los Estados Unidos. *Weltwitschia* está limitada a las regiones secas del África del Sur. El tallo de *Weltwitschia* es una formación tuberosa corta, que se adelgaza prolongándose en una larga raíz perforadora. Sólo se forman dos hojas; renovadas por una región meristemática basal, que se escinden en largas cintas correosas por la acción del viento (fig. 20-37). Las especies de *Gnetum* son trepadoras en su mayoría, formando hojas con venación reticulada semejantes a las de las dicotiledóneas. Algunas especies de *Gnetum* son formas arbóreas. *Gnetum* es nativo de los bosques tropicales húmedos de Asia, África y Sudamérica. Anatómicamente, las Gnetales presentan una combinación de la traqueida típica de las Gimnospermas, con puntuaciones areoladas y un tipo de vaso.

Fig. 20-36. *Ephedra*, ramas con conos estaminados.

Las Gnetales son diocas, aunque existe en ellas en algunos casos cierta tendencia a producir tanto microsporangios como macrosporangios juntos. Superficialmente, los estróbilos se asemejan a los tipos sencillos de las flores de Angiospermas. El principal rasgo de los estróbilos de las Gnetales es que tanto los estróbilos estaminados como los ovulados son compuestos. El estróbilo ovulado (cono) de las coníferas es compuesto, pero en las Gnetales el estróbilo estaminado así como el ovulado, se componen de brácteas y esporofilas.

Escaneado con CamScanner

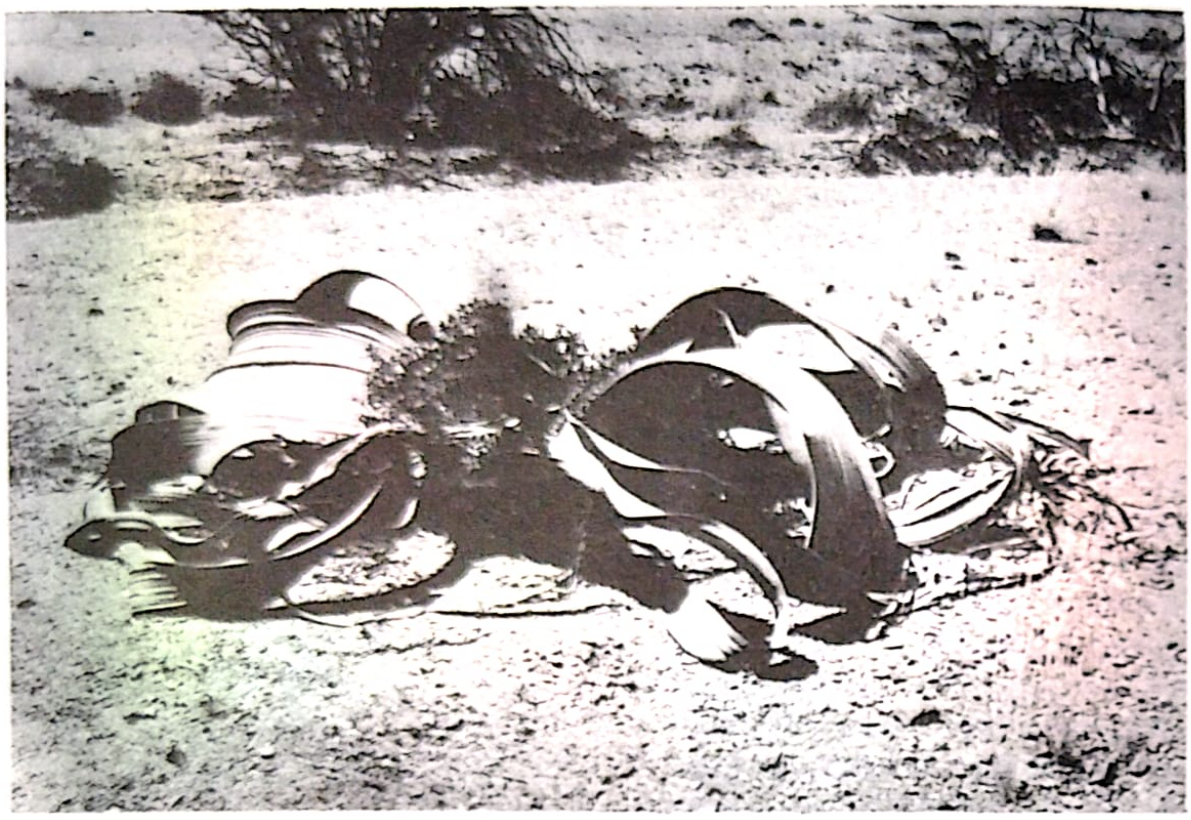


FIG. 20-37. *Weltwitschia mirabilis*. Brandberg, África sudoccidental. Pie masculino con las hojas después de haber quedado expuestas a la acción de los elementos durante cierto número de años. *(Fotografía cortesía del Dr. R. J. Rodin.)*

Todas las Gnetales producen óvulos desnudos, rasgos característicos de las gimnospermas.

Los detalles de la reproducción en las Gnetales varían con los diferentes géneros. *Ephedra* no va más allá del tipo de reproducción característico de otras gimnospermas actuales (fig. 20-38). Tiene un gametofito femenino que produce arquegonios. En cambio, *Weltwitschia* y *Gnetum* presentan algún avance sobre las demás gimnospermas en lo que se refiere a sus órganos reproductores. Ninguno de estos dos géneros forma arquegonios. En el casó de *Gnetum*, el gametofito femenino adulto se encuentra en parte en el estado de libertad nuclear. En este género, uno de los núcleos libres del gametofito femenino funciona como huevo.

En *Ephedra* y *Weltwitschia*, el gametofito masculino es típicamente gimnospermo, como se patentiza en el desarrollo de células protálicas. En *Ephedra* existen una célula y un núcleo libre. Aparentemente, en *Weltwitschia*, se forma un simple núcleo protálico sin pared celular. En cambio, *Gnetum* no produce células protálicas ni núcleos libres. Los granos polínicos tienen tres núcleos y la célula generativa forma una célula del pedúnculo y una célula del cuerpo, originando esta última dos gametos masculinos.

Escaneado con CamScanner

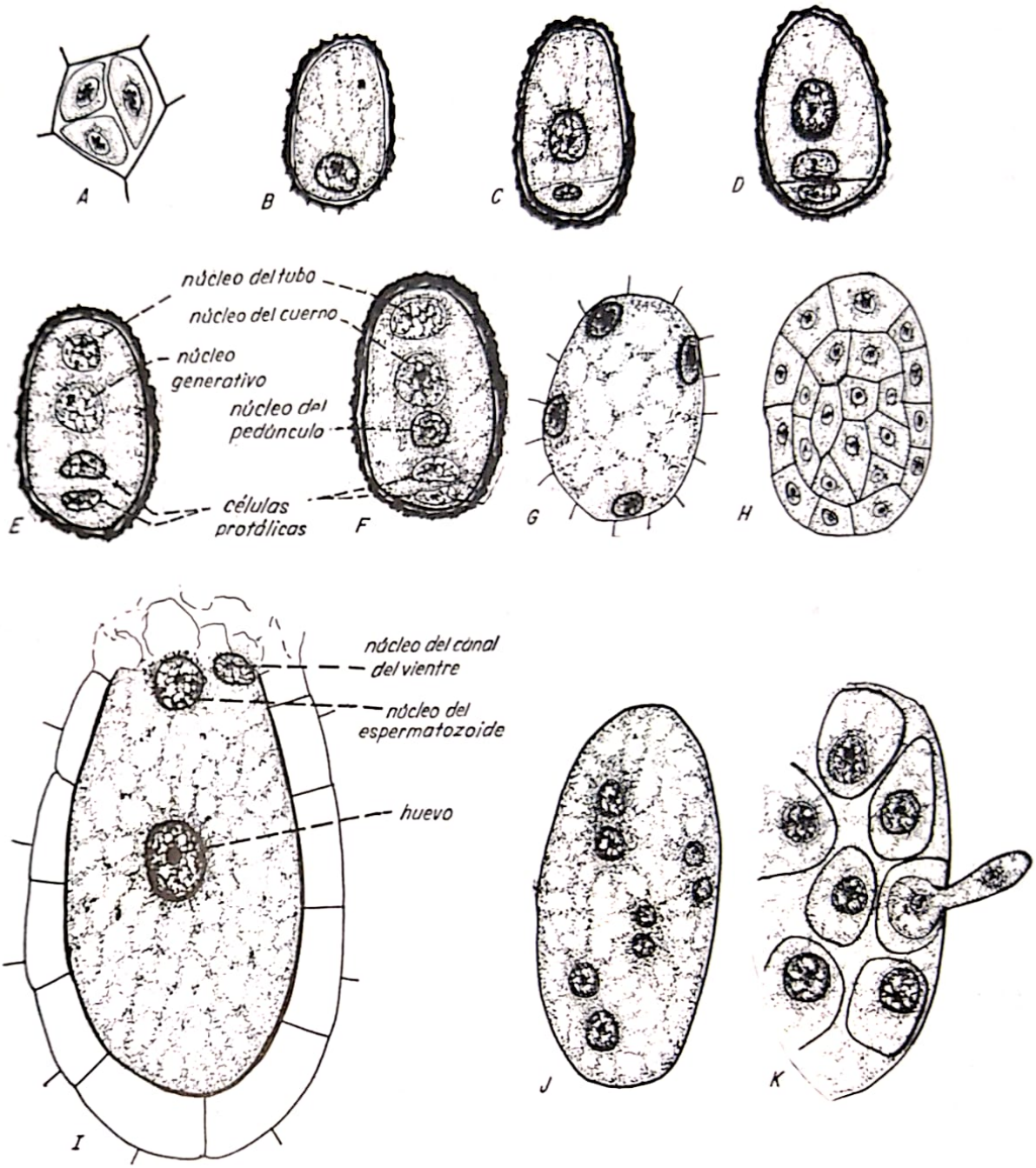


FIG. 20-38. Formaciones gametofíticas y embrionarias de *Ephedra*. *A-F*, diferentes fases del desarrollo del gametofito comenzando con la tétrada de microsporas, *A*; *B*, microspora aislada, o grano de polen; *C-F*, fases sucesivas que culminan, en *F*, en el gametofito masculino; el estadio *E* muestra el núcleo generativo antes de que se haya dividido para formar el núcleo del cuerpo y el núcleo del pedúnculo; el estadio final, en que la célula del cuerpo se divide para dar lugar a los espermatozoides, no está representado; *G*, joven gametofito femenino con cuatro núcleos libres, situados parietalmente; *H*, gametofito femenino algo más viejo; *I*, arquegonio con el huevo y núcleo del canal ventral; un núcleo del espermatozoide está penetrando en el arquegonio; *J*, ocho núcleos libres en el embrión; *K*, alargamiento tubular de una de las células proembrionarias con el núcleo dividido. *(Dibujos por Helen C. Deuss de diapositivas preparadas por el Dr. W. J. G Land.)*

Escaneado con CamScanner

Se han propuesto muchas teorías para demostrar que las Gnetales son un vínculo que establece la relación entre las gimnospermas y las angiospermas, siendo en consecuencia las antepasadas de éstas. Sin embargo, los datos conocidos sugieren realmente que las Gnetales constituyen un grupo (o grupos) de Gimnospermas muy especializadas y cualquier relación que pudieran tener con las Angiospermas debe ser muy remota.

ANGIOSPERMAS

Caracteres generales. Las angiospermas son un grupo muy extenso de plantas que viven en toda clase de lugares y bajo muy diversas condiciones climáticas. Ofrecen gran variación de tamaño, forma, estructura y modalidades reproductivas. Por el tamaño, oscilan entre formas diminutas, tales como *Wolffia*, cuyo diámetro es una fracción de centímetro hasta los árboles gigantes. Todos los rasgos estructurales varían, siendo particularmente diferentes las hojas y las flores. Varios capítulos al comienzo del texto fueron dedicados al estudio de las hojas, raíces, tallos y flores. Aunque existen ciertos rasgos en su reproducción que caracterizan al grupo como un todo, existe al propio tiempo una gran especialización en el seno del mismo.

FIG. 20-39. Cocoteros en Cape Sable, Everglades National Park, Fla. *(Fotografía por George Gram, cortesía del Departamento del Interior, National Park Service.)*

Escaneado con CamScanner

Las angiospermas son las ***plantas con flores*** caracterizándose por ser las plantas con semillas superiores, en contraste con las gimnospermas, que son las plantas con semillas inferiores. La presencia de flores caracteriza al grupo (figs. 10-5, 10-9, 10-10, 20-40). En las angiospermas, los óvulos, que al madurar originan las semillas, se forman en ***carpelos*** (macrosporofilas), que se desarrollan formando una estructura cerrada. Las angiospermas («semillas encerradas») se dice que producen semillas encerradas. Esta estructura cerrada o fruto, presenta una gran diversidad de formas (véase el capítulo 11). Puede ser una cápsula, una nuez, un grano, una legumbre, un fruto carnoso u otro tipo de fruto. En muchos casos, partes adicionales de la flor se incorporan a los carpelos en desarrollo para formar el fruto maduro. Sea cual fuere su exacta composición, las semillas permanecen encerradas, condición que se considera más progresiva en la evolución que las semillas expuestas de las gimnospermas, formadas en escamas ovulíferas (fig. 20-25, *C*).

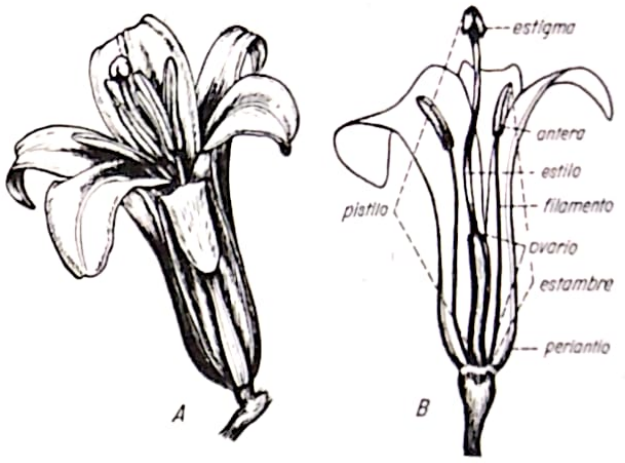


FIG. 20-40. Flor del lirio, planta monocotiledónea. *A*, aspecto general de la flor; *B*, sección longitudinal de la flor, con las diferentes partes del periantio, estambres y pistilo. *(Dibujos por Elsie M. McDougle.)*

Aunque las hojas de las angiospermas y de las gimnospermas son megafilas, con venación compleja y lagunas foliares en el tejido vascular del tallo, las de las angiospermas son generalmente mayores y más anchas en comparación con las hojas frecuentemente pequeñas y aciculares de las gimnospermas actuales. La estructura del tejido que forma el xilema de las angiospermas y gimnospermas difiere en su detalle anatómico (véase el capítulo 8). El xilema de las gimnospermas está constituido por traqueidas, mientras que las angiospermas presentan típicamente vasos, compuestos por segmentos derivados a partir de células únicas, pero que al desintegrarse las paredes terminales de las mismas en la madurez forman tubos continuos largos.

La clase Angiospermas está dividida en dos subclases, Monocotiledóneas y Dicotiledóneas. Se han clasificado más de 200 000 especies de angiospermas (fig. 20-41).

Las monocotiledóneas constituyen un grupo de gran importancia económica para la humanidad. Plantas alimenticias muy importantes, como los bananeros y todos los cereales y gramíneas, comprendiendo el maíz, trigo, arroz, cebada y avena, pertenecen a este grupo. Además de ellas, los lirios, tulipanes, orquídeas y muchas otras plantas comunes con flores son monocotiledóneas. El em-

Escaneado con CamScanner

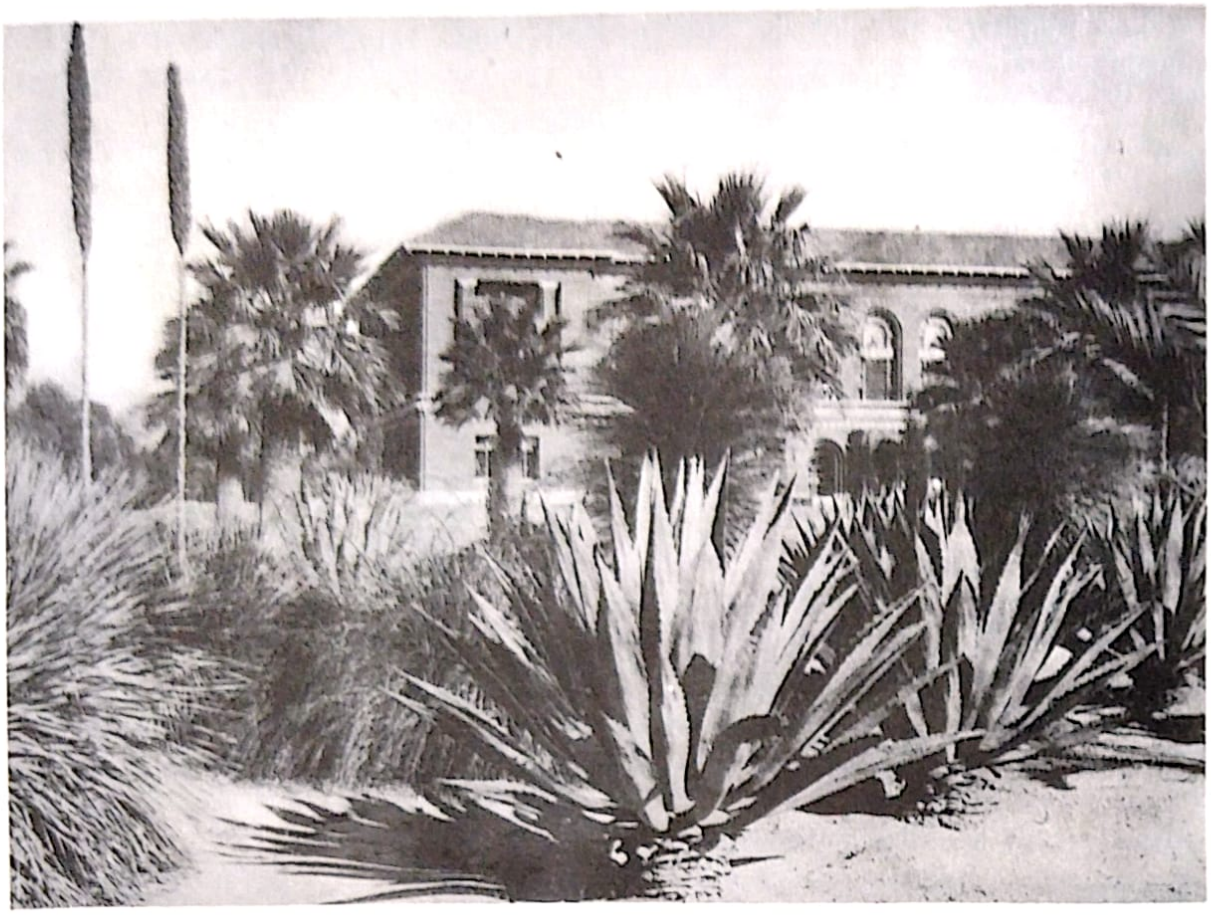


FIG. 20-41. Grupo de plantas xerofíticas, principalmente monocotiledóneas. En el centro del primer término y a la derecha, tres ejemplares de *Agave*, o pita. El último término, delante del edificio, está ocupado por palmeras. Una *Ephedra*, representante de las Gnetales, ocupa el centro, a la izquierda. (*Fotografía proporcionada por el Dr. A. F. Hemenway.*)

brión de las monocotiledóneas contiene un solo cotiledón que se parece poco a los cotiledones más familiares de las dicotiledóneas (figs. 20-46 a 20-48). Las hojas presentan casi siempre venación paralela y los extremos de las venas están unidos en un circuito vascular continuo. Los órganos de la flor se encuentran generalmente en número de tres o múltiplos de tres, como tres sépalos, tres pétalos, tres o seis estambres y tres carpelos. Aunque unas pocas plantas monocotiledóneas, como algunas palmeras (fig. 20-39), son árboles muy altos, muchas monocotiledóneas son plantas herbáceas.

Las dicotiledóneas constituyen el mayor grupo de plantas con semillas. Las características del grupo son el desarrollo de dos cotiledones en el embrión; hojas con venación generalmente reticulada, con las venas y sus ramas terminando libremente en el mesofilo de la hoja; y las partes florales generalmente en grupos de cuatro o cinco elementos o múltiplos de dichos números. Muchos árboles de los bosques, como el roble, el nogal americano, el nogal, el arce, así

Escaneado con CamScanner

como muchos árboles frutales, comprendiendo el naranjo, el peral, el melocotonero, el ciruelo, son dicotiledóneas. Las alubias, guisantes, patatas y cacahuetes son algunas de las principales plantas cultivadas. Gran número de plantas ornamentales como el rosal, petunias, asters, lilas y bocas de dragón, y plantas textiles como el algodonero, el cáñamo y el lino son asimismo dicotiledóneas.

El esporofito y el gametofito. En las angiospermas, como en muchas otras plantas vasculares, las estructuras esporofíticas alcanzan mayor tamaño que las gametofíticas. Las raíces, tallos, hojas, flores, con sus esporofilas y esporangios, el fruto maduro y las semillas constituyen el esporofito o estructura diploide.

Las estructuras gametofíticas alcanzan en las angiospermas el mayor grado de reducción de todo el reino vegetal. Los gametofitos haploides son estructuras microscópicas (figs. 20-43, 20-44).

Las estructuras esporíferas. Flores. Debido a la ausencia general de flores en el repertorio fósil, ignoramos en gran parte lo concerniente a su historia evolutiva, su origen, su desarrollo y sus relaciones con estructuras semejantes de otras plantas vasculares con las que puede relacionarse. Algunos botánicos definen a la flor como un tallo provisto de esporofilas (hojas portadoras de esporangios). En este caso no sería diferente de los estróbilos de Selaginella (fig. 19-12) o del cono del pino. La aceptación de esta definición permitiría al botánico denominar a la flor de las angiospermas estróbilo o cono, o al estróbilo de *Selaginella*, flor.

Otros botánicos prefieren considerar que aunque la flor es una estructura portadora de esporangios, es, al propio tiempo, completamente distinta del cono de las gimnospermas o de otras plantas vasculares. Prefieren concluir que la flor es característica de las angiospermas y única en su naturaleza. El concepto clásico y la idea más ampliamente aceptada es que los apéndices de la flor son foliares; es decir, la flor es un eje con hojas, no siendo específicamente diferente del tallo

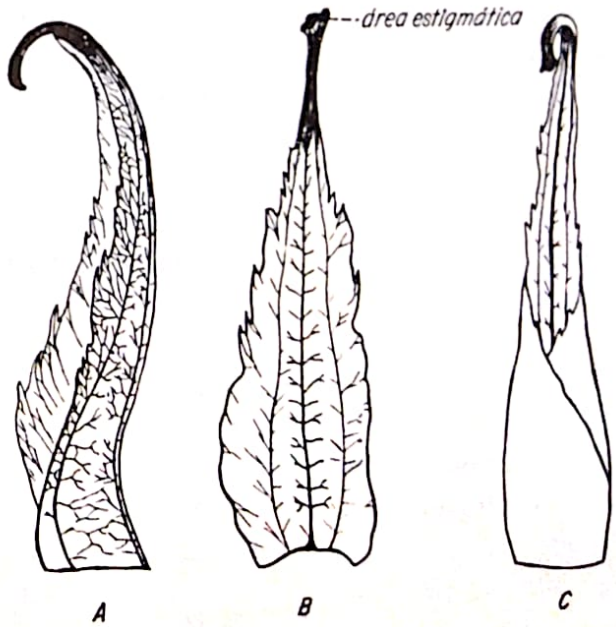


FIG. 20-42. Carpelos conduplicados de *Prunus serrulata* J. H. Veitch, cereza oriental Veitch. *A*, vista lateral del carpelo parcialmente cerrado; *B*, superficie adaxial de macrosporofila, mostrando su semejanza con la hoja vegetativa; superficie estigmática ya desarrollada, óvulos ausentes; *C*, vista adaxial del carpelo plegado en la base y parcialmente fusionado, mostrando el desarrollo progresivo del ovario, estilo y estigma. *(Dibujado por el Dr. Charles J. Hillson.)*

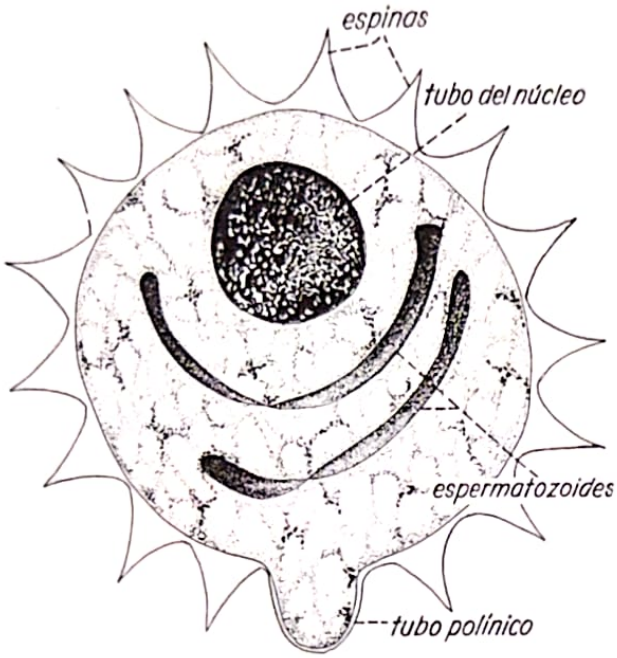


FIG. 20-43. Desarrollo del gametofito masculino (grano de polen en germinación) de *Silphium*.

vegetativo de la planta con sus hojas vegetativas.. Entre las hojas vegetativas de las plantas y las portadoras de esporangios cabe señalar múltiples semejanzas, así como con los otros apéndices foliares. Algunos estudios han demostrado que la iniciación y primeras fases del desarrollo de sépalos, pétalos, estambres y carpelos de la flor son esencialmente los mismos que los de las hojas vegetativas (figuras 9-1, 10-11).

La aceptación de las semejanzas fundamentales en el origen y desarrollo de los apéndices productores de esporangios ha conducido a la conclusión de que la microsporofila del pino y el estambre de las angiospermas, por una parte, y la macrosporofila del pino y los carpelos de las angiospermas, por otra, son estructuras morfológicas comparables. Semejantes comparaciones podrían establecerse entre el estambre y el carpelo de las angiospermas y las estructuras esporangióforas de otras plantas vasculares heterospóreas (*Selaginella, Isoetes, Salvinia,* etc.).

El saco polínico es un microsporangio localizado en el extremo del estambre. En una antera joven se encuentran cuatro masas estrechas y alargadas de tejido esporógeno. En sección transversal, aparecen en cuatro lóbulos de la antera (fig. 10-1, *D*). Más tarde, a consecuencia de la desintegración del tejido conectivo, aparecen como dos masas de células esporógenas, una en cada lado de la antera. La dehiscencia obedece al desarrollo de un tejido especializado, el endotecio (fig. 10-3, *A*).

El óvulo, que es un macrosporangio rodeado por uno o más tegumentos, se forma sobre el carpelo. Se origina a partir de la porción del carpelo denominada ovario, y el óvulo está sujeto al mismo por medio de un tejido especializado denominado placenta. El modo de implantación (fig. 10-4, *E-H*) se denomina placentación. Este término no sólo se utiliza como criterio taxonómico, sino que también se considera de importancia para ayudar a trazar la evolución de la porción pistilada de la flor. Los óvulos se fijan a la placenta mediante el funículo.

Los tegumentos del óvulo se originan como anillos a modo de collares de tejido del joven macrosporangio (fig. 10-14), que al crecer lo recubren salvo en un pequeño poro, el micrópilo, situado en el extremo del macrosporangio.

Escaneado con CamScanner

El área de implantación de los tegumentos se denomina la chalaza (fig. 10-4). Posteriormente, en el transcurso del desarrollo, los tubos polínicos pueden penetrar a través del micrópilo ***(porogamia)*** e introducirse en el macrogametofito, o bien pueden penetrar a través de los tejidos exteriores del óvulo en las proximidades de la chalaza ***(chalazogamia).***

Mientras que resulta relativamente fácil observar al generalmente delicado estambre, consistente en un filamento al que va sujeta la antera (fig. 10-1) y una hoja enrollada con los bordes fusionados para formar una estructura cerrada denominada pistilo, con su estigma, estilo y ovario (fig. 10-3, *B*), es mucho más difícil adquirir un concepto adecuado de estas estructuras en su forma primitiva. Investigaciones de los denominados géneros primitivos de las angiospermas revelan la existencia en ellos de microsporofilas y macrosporofilas netamente foliares. Tales estructuras con una lámina foliar ancha (limbo de la hoja), poseen esporangios sujetos a su superficie, ***implantación laminal***, más bien que en el extremo o en los bordes de las esporofilas (fig. 10-6). Las investigaciones realizadas sobre el desarrollo y estructura de las primitivas estructuras esporangióforas de las angiospermas comprueban el concepto del origen ***filoide*** (foliar). Independientemente de cómo o dónde se encuentran los esporangios y de la naturaleza de la estructura a la que se hallan sujetos, son sitios donde tiene lugar la esporogénesis (figuras 10-13, *A-F*; 10-15, *A-H*; 10-18, *A-E*; 10-19, *A-C*).

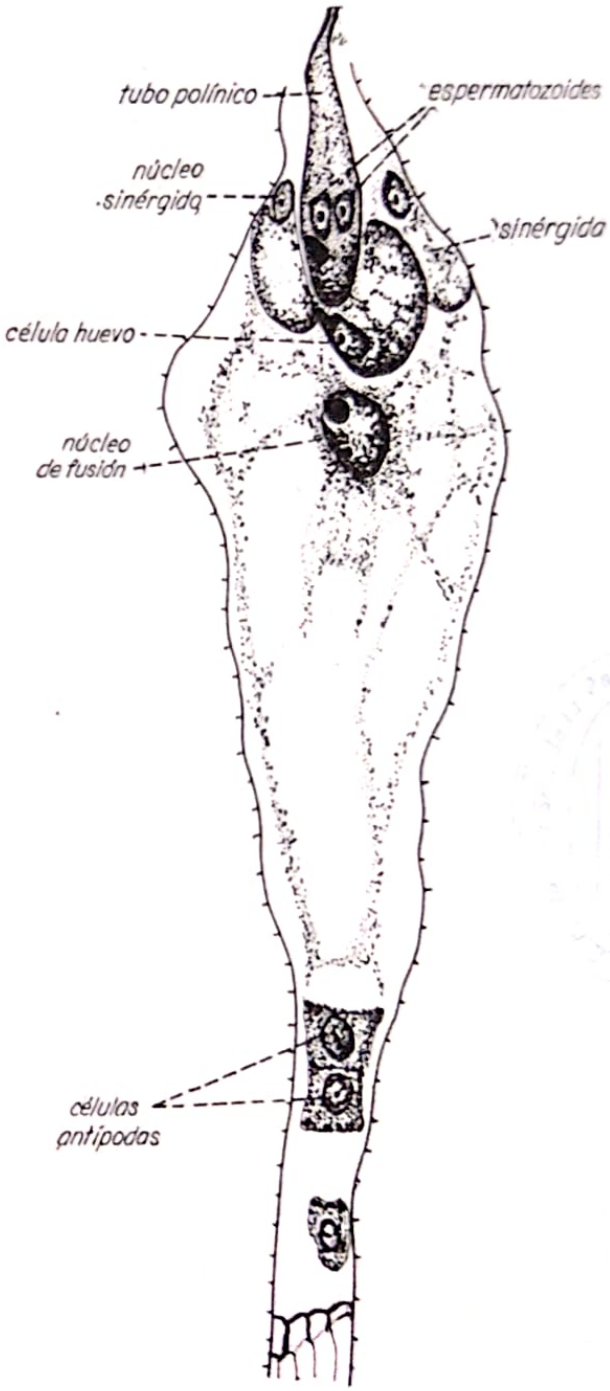


FIG. 20-44. Gametofito femenino maduro de *Silphium* en el momento de la fecundación.

Los gametofitos. Los gametofitos de las angiospermas comien-

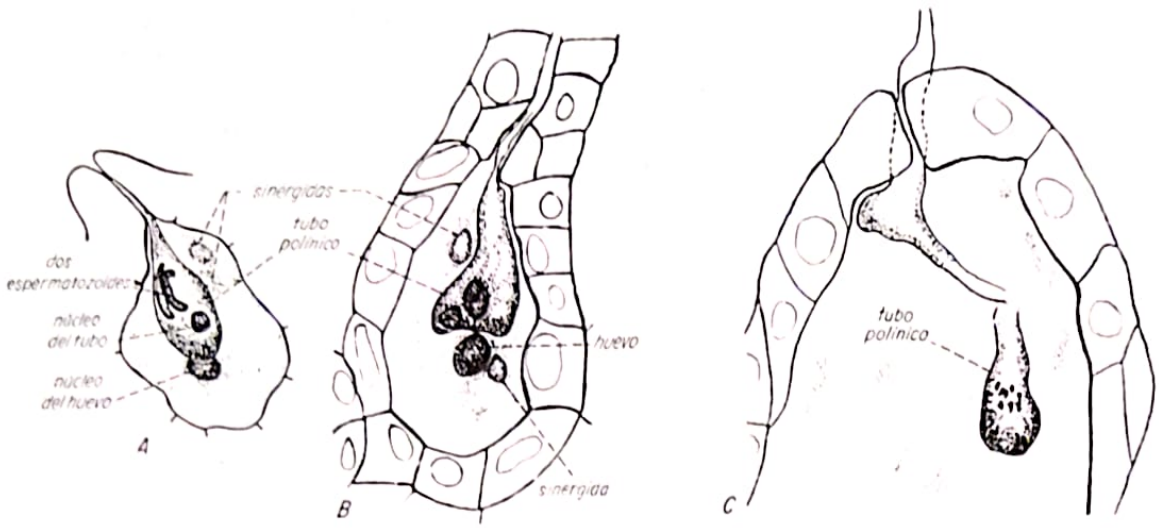


FIG. 20-45. Desarrollo del tubo polínico. *A*, *Cypripedium*, o zapatilla de mujer (orquídea); tubo polínico con dos células masculinas o espermatozoides, penetrando en el saco embrionario; *B*, *Cypripedium*, tubo polínico penetrando en el saco embrionario; *C*, polen de *Lilium* penetrando en el saco embrionario; los núcleos del saco embrionario no están representados.

zan con las macrosporas y las microsporas, resultado de la maduración durante la cual se ha verificado la meiosis. Los prefijos *macro* y *micro* aplicados a estas esporas indican que existe una diferencia de tamaño entre las mismas. En algunos casos existe una variación en el tamaño en las angiospermas; no obstante, en muchos casos la diferencia es en realidad pequeña. Los nombres indican más bien comparaciones con las esporas grandes y pequeñas de otras plantas heterospóreas. Los gametofitos producidos por la germinación y crecimiento de las macrosporas y de las microsporas son formaciones extremadamente reducidas en comparación con las de las plantas inferiores. La producción de gametos capaces de intervenir en el proceso de la fecundación permanece la misma (figuras 10-13, *G*, *H*; 10-16, *A-G*; 10-19, *D-F*; 10-20, *A-C*). El macrogametofito de las angiospermas consta típicamente de una célula huevo, dos células sinérgidas, dos núcleos polares y tres células antípodas (figs. 10-16, *G*; 10-20, *C*). El microgametofito adulto está constituido por una célula del tubo y dos núcleos masculinos (espermatozoides) (fig. 20-43).

Polinización, fecundación y formación del embrión. A diferencia de las gimnospermas, el polen de las angiospermas no entra en íntimo contacto con el óvulo, sino que es depositado por diversos medios (viento, insectos, etc.) sobre una superficie receptiva del pistilo denominada estigma. Muy frecuentemente esta superficie está limitada al extremo del pistilo pero en algunos casos puede ser continua, esencialmente a lo largo del estilo, o, en el caso de varios géneros primitivos de plantas, los bordes más o menos abiertos de un ***carpelo conduplicado*** sirven de superficie receptiva (fig. 20-42). Después de que el

Escaneado con CamScanner

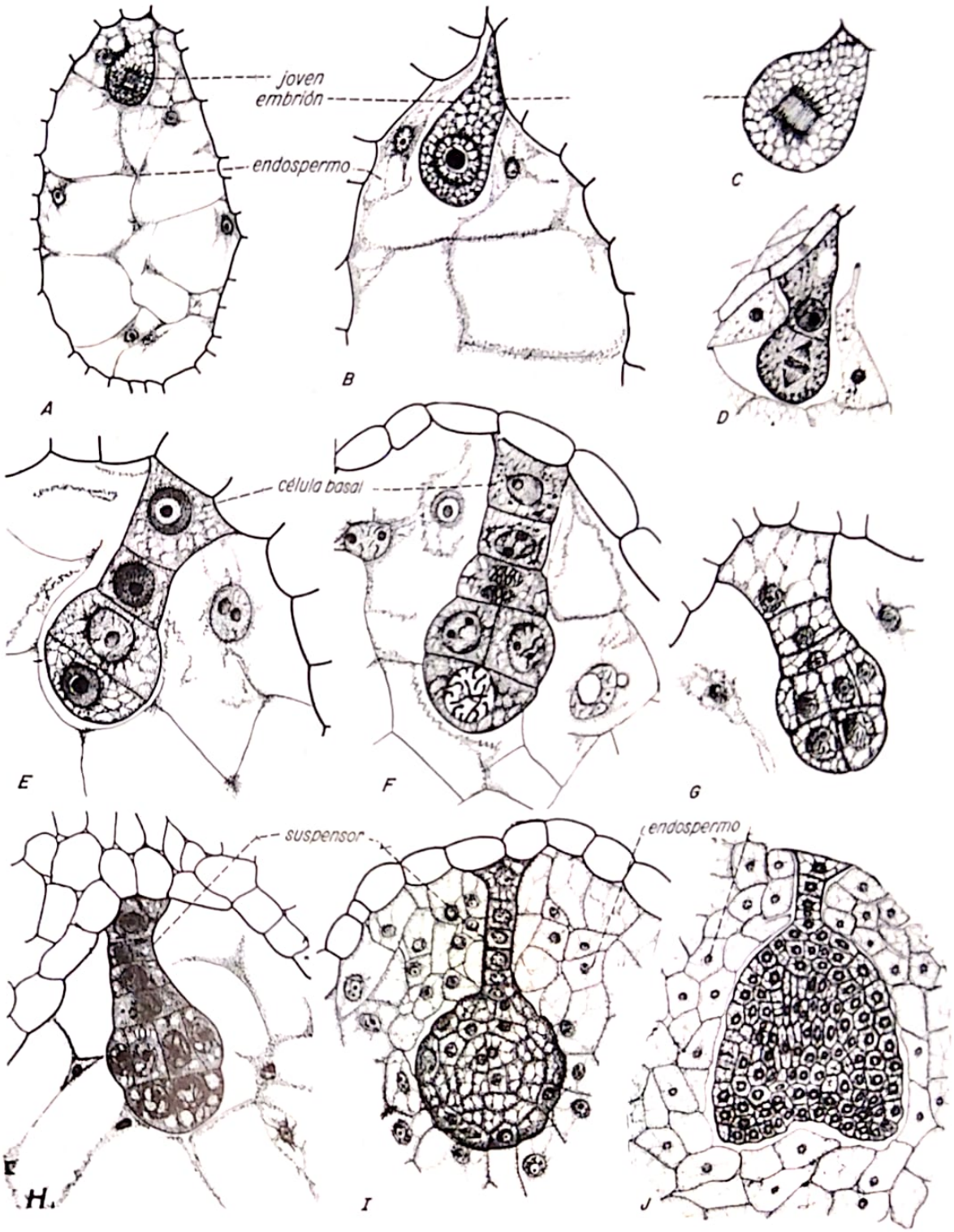


FIG. 20-46. Desarrollo del embrión y del endospermo en el tabaco *(Nicotiana)*, dicotiledónea. *A*, embrión completo después de la fecundación, con el joven embrión y el endospermo desarrollándose; *B*, detalle de *A*; *C-J*, diferentes estadios en el desarrollo del embrión y del endospermo circundante por medio de la división y diferenciación celulares. en las últimas fases el endospermo va tornándose más compacto; *J*, cotiledones comenzando a diferenciarse. *(J dibujado por Paul Sacco.)*

Escaneado con CamScanner

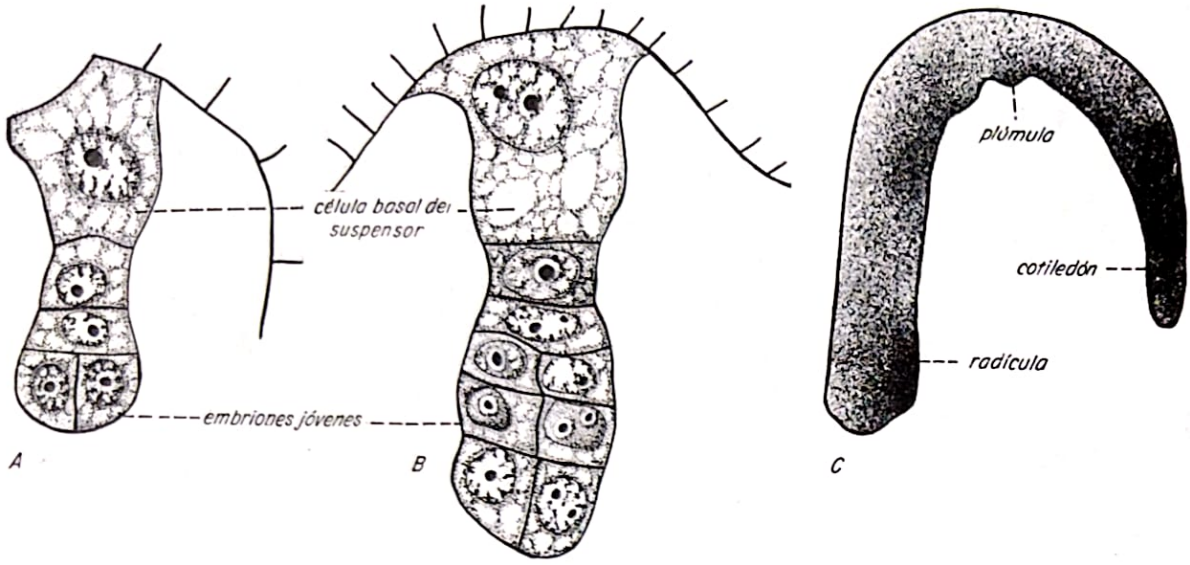


FIG. 20-47. Desarrollo del embrión en *Sagittaria*, monocotiledónea. *A*, *B*, estadios jóvenes mostrando la célula basal del suspensor y los suspensores, el extremo constituye el embrión propiamente dicho; *C*, embrión más viejo.

grano de polen ha quedado localizado sobre la superficie receptiva o estigmática germina, produciendo un tubo polínico que crece dirigiéndose hacia el óvulo y penetra en el macrogametofito (fig. 20-45). Los dos gametos masculinos depositados en el gametofito femenino intervienen normalmente en el proceso de la fecundación, a diferencia de lo que ocurría en las gimnospermas, en las que de los dos gametos depositados intervenía uno solo. Uno de ellos se fusiona con el núcleo de la célula huevo ***(singamia)*** para formar el cigoto, mientras que el segundo gameto masculino lo hace con los dos núcleos polares, a veces después de haberse fusionado éstos entre sí, para dar lugar al núcleo del endospermo primario (véase el capítulo 19; figs. 10-20, *C*, *D*; 20-44; 20-46). Las divisiones subsiguientes del núcleo del endospermo primario originan el alimento de reserva de las angiospermas (fig. 20-46, *J*), en contraste con el alimento almacenado de las gimnospermas que procede del macrogametofito macizo (fig. 20-32, *C*); el cigoto forma el embrión.

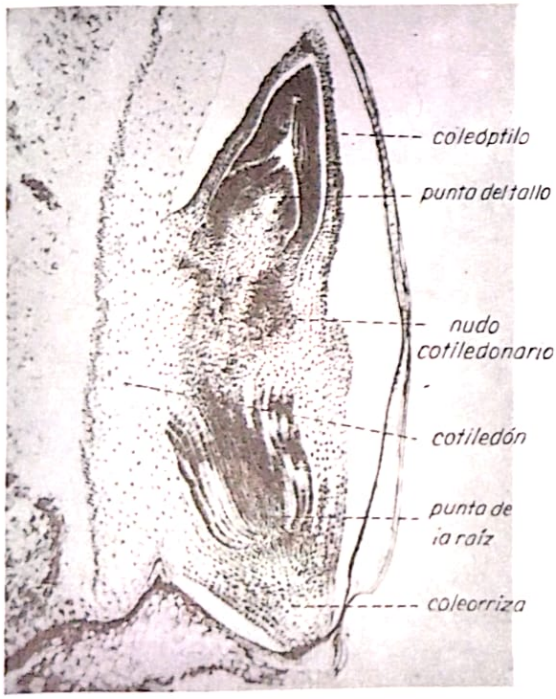


FIG. 20-48. Embrión del trigo.

Escaneado con CamScanner

Aunque los detalles del desarrollo del embrión varían considerablemente en los diversos grupos de angiospermas, ciertos rasgos pueden considerarse como muy generales. El cigoto se divide primeramente en dos células, una basal y otra apical (fig. 20-46, *A-D*). Siguen luego otras divisiones, formándose pronto una estructura alargada, que consta de cuatro o cinco células (figs. 20-46, *E*; 20-47, *A*). Esta estructura se denomina ***proembrión*** y muy pronto se diferencia en su suspensor y una parte terminal aumentada o embrión propiamente dicho (fig. 20-46, *F-J*). El rápido crecimiento del embrión determina la producción de un eje, con raíz, tallo y cotiledones (figs. 10-21; 20-46, *J*; 20-47, *C*; 20-48). En algunos embriones de monocotiledóneas, representados por los miembros de la familia de las gramíneas, una masa adicional de tejido denominada ***coleorriza*** recubre el extremo de la raíz (radícula), y una hoja especializada, el ***coleóptilo***, recubre el extremo del tallo. El único cotiledón macizo de algunas monocotiledóneas, aunque ocupe una posición realmente lateral, divergiendo respecto al eje de la planta, es tan grande que llega a parecer que es el propio eje, con una raíz y tallo implantados lateralmente (fig. 20-48).

Escaneado con CamScanner

Escaneado con CamScanner

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tocno 250-Magdalena

Glosario

El estudio de toda ciencia requiere ante todo la familiarización con el lenguaje de la misma. Ello implica una clara comprensión de los tecnicismos de dicha ciencia. En general, esos tecnicismos han sido propuestos con el objeto de facilitar la mutua comprensión de los científicos de todo el mundo, cuando se refieren a un proceso, a una teoría o a cualquier otra materia científica. Añádase a ello la circunstancia de que el empleo de un término científico permite frecuentemente evitar largas descripciones y explicaciones. Por consiguiente, es importante para el estudiante que se inicia en una determinada materia realizar todos los esfuerzos precisos encaminados a aprender todo nuevo término con que se enfrenta por primera vez. Si lo hace así, verá facilitado su propósito de aprender dicha materia.

El glosario que figura a continuación define los términos de acuerdo con el sentido con que se han utilizado en la presente obra. En algunos casos las voces que en él figuran poseen significados adicionales que no se detallan aquí. Para su conocimiento será preciso recurrir a un diccionario de Botánica.

Aunque la mayoría de las palabras que figuran en el glosario han sido ya definidas en el texto, hemos realizado un particular esfuerzo para incluir todos aquellos términos, repetidamente usados en la obra, en lugares alejados de aquel en que fueron definidos.

Abierto, haz. Haz vascular con cambium.

Abscisión, capa de. Zona de células cuya ruptura determina el desprendimiento del tallo de las hojas u otros órganos.

Accesoria, yema. Yema adicional además de la yema axilar.

Accesorio, fruto. Fruto formado no sólo por el ovario, sino además por otras partes accesorias.

Aceite. Grasa líquida a temperaturas ordinarias.

Acinetos. Células vegetativas aisladas de membranas gruesas generalmente producidas por ciertas algas.

Acompañante, célula. Célula parenquimática que se encuentra en el floema, asociada con las células de los tubos cribosos.

Acropétalo, la. Dícese para designar una dirección de diferenciación u origen desde algún lugar situado por debajo del ápice, hacia el mismo.

Actinomorfo, fa. Con simetría radiada; se

Escaneado con CamScanner

emplea generalmente en el caso de las flores regulares; con forma de estrella.

Actinostelia. Protostela en forma de estrella, en la que las células del protoxilema y del protofloema están situadas en radios alternos.

Adenosina, fosfatos de. Grupo de fosfatos orgánicos que comprende el monofosfato de adenosina (AMP), el difosfato de adenosina (ADP) y el trifosfato de adenosina (ATP). Funcionan como coenzimas que intervienen en la transferencia del fosfato en las células, especialmente en la transferencia de los enlaces muy ricos en energía de ADP y ATP. El ATP es la fuente de energía más directamente utilizable de la célula viva.

Adnación. En las flores, crecimiento congénito simultáneo de partes distintas, tales como dos o más verticilos de órganos florales.

ADP (véase ADENOSINA, FOSFATOS DE).

Adsorción. Adherencia formando una capa muy fina de las moléculas de gases, substancias disueltas o líquidos, a las superficies de los cuerpos sólidos con los que entran en contacto.

Adventicia, yema. Yema localizada en lugar distinto a la axila foliar o al ápice del tallo.

Adventicio, cia. Se refiere a las estructuras que surgen en lugares distintos de los usuales o esperados; raíces que salen de las hojas, yemas desarrolladas en lugares distintos a las axilas foliares.

Aeróbica, respiración. Respiración con oxígeno o respiración en presencia de oxígeno libre.

Aerobio. Organismo que necesita oxígeno libre para su respiración y vida.

Agar-agar. Producto gelatinoso muy utilizado como medio de cultivo para el desarrollo de bacterias y hongos, obtenido de ciertas algas rojas.

Agárico. Hongo perteneciente a la familia *Agaricaceae;* hongo con laminillas.

Aglucón. Parte no glucídica de un glucósido.

Agregado, fruto. Fruto consistente en un número determinado de pequeños frutos semejantes todos ellos procedentes del ovario de una sola flor, como en la zarzamora.

Agua, exigencia de. Peso del agua perdida por transpiración, dividido por el peso seco de la planta, o número de unidades de agua transpirada en la producción de una unidad de materia seca.

Ahilamiento. Alteración producida en los vegetales por la falta de luz y por otras causas, consistente en amarilleamiento y alargamiento excesivo del tallo muy delgado.

Albura. Xilema relativamente joven de un árbol constituido por varios de los anillos anuales más recientemente formados, los cuales son, por lo general, fisiológicamente más activos y de color más claro que el leño.

Alcaloide. Substancia orgánica de carácter muy básico que se encuentra en algunos vegetales y generalmente venenosa para los animales.

Aldabilla. En los basidiomicetos, conexión lateral entre dos células adyacentes de un mismo filamento, arqueada por encima del septo que las separa y mediante la cual se realiza un determinado tipo de proceso pseudosexual.

Alelo. Cualquiera de los componentes de una pareja de caracteres mendelianos opuestos, tales como guisantes lisos y rugosos; aplícase también a los genes localizados en posiciones equivalentes en los dos miembros de una pareja de cromosomas homólogos.

Alelomorfos, genes. Genes localizados en posiciones equivalentes en los dos miembros de una pareja de cromosomas homólogos.

Aleurona. Substancia proteínica nitrogenada en forma de pequeños granos que se encuentra en la capa externa del endosperma de muchas semillas.

Algas. Vegetales relativamente sencillos que contienen clorofila y realizan la fotosíntesis.

Algología. Ficología. Ciencia que trata de las algas.

Alimento. Substancia orgánica (hidrato de carbono, grasa o proteína), que proporciona energía o materiales de construcción para el protoplasma.

Almidón. Polisacárido blanco, inodoro, in-

Escaneado con CamScanner

sípido e insoluble en agua, constituido por moléculas de glucosa; es el hidrato de carbono de reserva más común en los vegetales.

Alpino, na. Aplícase a las plantas que crecen en altitudes elevadas; en sentido restringido se aplica a las plantas de los Alpes.

Alterna, filotaxia. Tipo de filotaxia en el que las hojas, una en cada nudo, se sitúan en dos hileras en lados opuestos del tallo; a veces se aplica a todos los casos de disposición esparcida con una sola hoja en cada nudo.

Alternancia de generaciones. Alternancia de las generaciones de plantas denominadas gametofito y esporofito. Las primeras se originan a partir de meiosporas, después de la meiosis, y las últimas de la fusión de gametos.

Amento. Inflorescencia en espiga de flores pequeñas, desnudas y unisexuales, masculinas o femeninas, como la del sauce, del avellano, etc.

Amilasa. Enzima que hidroliza el almidón convirtiéndolo en maltosa.

Amilopectina. Uno de los componentes del almidón, formado por una cadena ramificada de unidades de glucosa.

Amiloplasto. Plastidio almacenador (o quizás productor) de almidón; un tipo de leucoplasto.

Amilosa. Uno de los componentes del almidón, constituido por una cadena sin ramificar, de unidades de glucosa.

Aminoácido. Ácido orgánico carboxílico que contiene uno o más grupos NH_2, cuya fórmula general es $R \cdot CHNH_2 \cdot COOH$. Constituyen las unidades estructurales principales de las proteínas.

Amitosis. División de un núcleo o material nuclear sin pasar por las fases de la mitosis; sin mitosis.

Amonización. Descomposición de los aminoácidos con formación de amoníaco, especialmente por acción de las bacterias sobre la substancia orgánica nitrogenada.

Anabolismo. Fase constructiva o sintética del metabolismo.

Anaeróbica, respiración. Respiración en ausencia de oxígeno libre.

Anaerobio. Organismo capaz de vivir en ausencia de oxígeno libre.

Anafase. Estadio de la mitosis en el que las mitades de cromosomas (cromátidas) se desplazan hacia los extremos opuestos de la célula.

Anatomía. Parte de la morfología que trata de la estructura de los organismos.

Androceo. Término colectivo aplicado a los estambres de una flor.

Androspora. Clase especial de esporas formadas por algunas algas, cuya germinación o desarrollo produce un filamento especial de células.

Anfibasal, haz. Haz vascular en el que el xilema rodea al floema que ocupa una posición central.

Anficribal, haz. Haz vascular en el que el tejido del xilema está rodeado por el del floema.

Anfifloemática, sifonostela. Sifonostela en la que el floema se presenta tanto interiormente como exteriormente en relación con el xilema.

Anfitecio. Tejidos externos y envolventes de la cápsula de musgo.

Angiosperma. Uno de los grupos de plantas con flores.

Anillado, vaso. Vaso reforzado por anillos internos de lignocelulosa.

Anillo. En los hongos agáricos, restos del velo adheridos al pileo; en los musgos, células del borde de la cápsula a las que va sujeto el peristoma; en los helechos, hilera de células especializadas que intervienen en la apertura del esporangio.

Anisogamia. Término que designa la unión de gametos que son esencialmente distintos por su forma y tamaño, pero no fisiológicamente o en su comportamiento.

Antagonismo. Influencia de un ion sobre la absorción de otro ion por las plantas.

Antera. Parte del estambre portadora del polen.

Anteridio. Gametangio masculino en el que se forman los gametos masculinos o microgametos.

Anterozoide. Célula masculina, generalmente móvil.

Antibiótico. Producto formado por un orga-

Escaneado con CamScanner

nismo vivo con propiedades perjudiciales para el desarrollo de otro organismo.

Antípodas. Los núcleos o células que se encuentran en el gametofito femenino (saco embrionario) de las angiospermas, localizadas en el extremo opuesto a aquel donde se halla el macrogametó (huevo) y los núcleos sinérgidos.

Antitética, teoría. Teoría de la alternancia de generaciones que supone una disminución gradual del gametofito y un aumento del esporofito, como partes del ciclo vital de muchas plantas; aumento en importancia de una generación a expensas de la otra.

Antocianidina. Aglucón o parte no glucídica de las antocianinas.

Antocianina. Pigmento soluble en agua que produce la coloración roja, azul o violeta de las partes florales.

Anual, anillo. Capa de xilema secundario (madera), formada en el tallo de un vegetal durante un año.

Anual, planta. Planta que completa su ciclo vital y muere dentro de un año.

Anular, vaso. Vaso anillado, con anillos internos lignificados.

Apical, meristemo. Célula o células meristemáticas situadas en las puntas del eje de la planta.

Aplanospora. Espora de reposo de paredes gruesas formada por algunas algas.

Apoenzima. Parte fundamental o proteínica de un holoenzima.

Apófisis. Parte basal generalmente aumentada y estéril de una cápsula de musgo.

Apotecio, cia. Ascocarpio en forma de copa o cazuela.

Aquenio. Fruto simple, seco, generalmente uniseminado e indehiscente, con la semilla sujeta a la pared del fruto por un solo punto.

Arbol. Planta leñosa, perenne, con un solo tronco.

Arbusto. Planta leñosa, perenne, de porte relativamente bajo, con varios tallos principales.

Arquegonio. Gametangio femenino, pluricelular de las briofitas y de algunas plantas vasculares.

Arquesperma. Contenido fertilizado de un arquegonio.

Arquesporo. Tejido esporífero de las briofitas y de otros vegetales.

Arquiclamídeas. Coripétalas. Una de las subdivisiones de las dicotiledóneas, cuyas plantas tienen flores, en las que las partes individuales del cáliz y de la corola están completamente separadas entre sí o en las que el periantio, en conjunto, está pobremente desarrollado.

Asaetada. Hoja en forma de punta de flecha, con los lóbulos basales dirigidos directamente hacia abajo o hacia atrás.

Asca. Órgano reproductor característico de los ascomicetos, constituido por una célula en forma de saco que generalmente contiene ocho ascosporas.

Ascocarpio. Esporocarpio o estructura portadora de las esporas de los ascomicetos.

Ascógena, hifa. Hifa productora de ascas y ascosporas y que se origina a partir de un ascogonio.

Ascogonio. Oogonio o gametangio femenino de los ascomicetos.

Ascomicetos. Clase de hongos en los que las meiosporas, denominadas ascosporas, se forman en ascas.

Ascórbico, ácido. Vitamina C, vitamina antiescorbútica hidrosoluble.

Ascospora. Meiospora desarrollada dentro de un asca.

Asexual, reproducción. Reproducción vegetativa sin intervención de gametos.

Asimilación. Transformación del alimento en protoplasma o substancia viva.

Aster. Radiaciones citoplasmáticas que aparecen en los polos de determinadas células durante la mitosis.

Atactostela. Estela constituida por muchos haces vasculares separados sin disposición regular alguna, dispersos en el tejido fundamental, como ocurre en muchas monocotiledóneas.

ATP (véase ADENOSINA, FOSFATOS DE).

Aureomicina. Antibiótico obtenido de un actinomiceto.

Autoico. Dícese del hongo parásito que completa su ciclo vital dentro de un único huésped.

Autónomos, movimientos. Movimientos in-

Escaneado con CamScanner

dependientes de los cambios producidos en el ambiente exterior; movimientos resultantes de cambios internos.

Autopolinización. Paso del polen desde las anteras a los estigmas de la misma flor o flores de la misma planta o de los conos estaminados a los conos ovulados de la misma planta.

Autosomas. Cromosomas distintos de los cromosomas sexuales.

Autotrófica, planta. Planta que se nutre por sí misma; que es capaz de elaborar su propio alimento.

Auxina. Hormona vegetal que determina el alargamiento de las células.

Auxospora. Espora formada por las diatomeas, resultante de la fusión de dos células o de sus contenidos.

Axil, placentación. Tipo de placentación en el que las placentas se forman sobre el eje central del ovario.

Axila. Ángulo superior formado por un pecíolo foliar o por una ramita, con el tronco a partir del cual se desarrollan.

Axilar, yema. Yema situada en la axila de una hoja.

Bacilo. Bacteria en forma de bastoncillo.

Bacteriófago. Virus que invade las células bacterianas provocando su destrucción.

Bacteriología. Ciencia que estudia las bacterias.

Basidio. Báside. Órgano en forma de saco o de pedúnculo, en el que se forman las basidiosporas.

Basidiocarpio. Estructura fructífera de los basidiomicetos, donde se forman las basidiosporas.

Basidiospora. Meiospora de los basidiomicetos, formada exógenamente en los basidios.

Baya. Fruto simple y carnoso en el que todas las partes del pericarpio, salvo en ocasiones el exocarpio, son carnosas o pulposas; se distinguen generalmente las bayas superiores si proceden de un ovario súpero, y las bayas inferiores cuando se originan a partir de un ovario ínfero con las partes circundantes.

Bicolateral, haz. Haz vascular en el que el floema está situado tanto por fuera como por dentro del xilema, estando situados ambos tejidos en el mismo radio, con el floema interno contiguo a la medula.

Bienal. Planta que completa su ciclo vital en dos años y después muere; generalmente produce una roseta de hojas durante el primer año, y las flores, frutos y semillas en el segundo.

Biflagelado. Portador de dos prolongaciones citoplasmáticas alargadas o flagelos.

Bilateral. Que puede dividirse en dos partes iguales, una de las cuales es la imagen especular de la otra; tipo de simetría.

Binomial. Nombre constituido por dos términos; aplicado a los nombres científicos de las plantas, nombre genérico y específico conjuntamente.

Biología. Ciencia que estudia los organismos vivos.

Bioluminiscencia. Emisión de luz por parte de los seres vivos como resultado de procesos internos de carácter oxidativo.

Biotina. Una de las vitaminas que constituyen el complejo vitamínico B.

Blanda, madera. Madera de las coníferas.

Blefaroplasto. Estructura endocelular a partir de la cual se originan las prolongaciones citoplasmáticas denominadas cilios y flagelos; especialmente en las células reproductoras masculinas de los vegetales.

Bordeada, puntuación. Lugar de adelgazamiento en la membrana de las células del xilema, rodeado por la membrana secundaria engrosada de manera que constituye un reborde.

Boreal. Septentrional.

Botánica. Ciencia que estudia los vegetales.

Bráctea. Hoja especializada de cuya axila parte una flor o eje floral; o bien una hoja situada sobre el propio eje floral.

Briofitas. Una de las divisiones del reino vegetal que comprende a los musgos y hepáticas.

Briología. Estudio de las hepáticas y musgos.

Bromelina. Proteasa obtenida de la piña americana madura.

Brote. Rama joven con hojas; o parte aérea de una planta joven.

Bulbo. Yema especializada, frecuentemente subterránea, consistente en un tallo muy corto rodeado por hojas o bases foliares carnosas.

Escaneado con CamScanner

Cabezuela. Inflorescencia constituida por una densa acumulación de flores casi sésiles sobre un corto eje floral, como la del diente de león o del girasol.

Caducifolio. Aplícase a los árboles y arbustos que pierden todas sus hojas al término de la estación.

Calciferol. Vitamina D_2 o vitamina antirraquítica liposoluble

Caliptra. Cubierta o casquete que recubre la cápsula de la planta de musgo.

Cáliz. Conjunto constituido por todos los sépalos de una flor de angiosperma.

Cáliz, tubo del. Tubo formado por la fusión de los bordes laterales de cierto número de sépalos.

Calor, rigor del. Coagulación o gelificación del protoplasma de las células resultantes de su exposición a temperaturas supramáximas.

Caloría. La caloría pequeña o caloría gramo (cal.) es la cantidad de energía calorífica necesaria para elevar en un grado la temperatura de un gramo de agua; la caloría grande o kilocaloría (Cal.) es la cantidad de energía calorífica necesaria para aumentar en un grado la temperatura de un kilogramo de agua.

Cambium. Meristemo lateral que da lugar a los tejidos secundarios. el cambium vascular origina al xilema y al floema secundarios. el felógeno da lugar al peridermo.

Capilar, agua. Parte del agua del suelo libre de moverse de una partícula a otra del terreno.

Capilicia. Formación filiforme entre las esporas dentro de un cuerpo esporígeno que con frecuencia forma una red. como ocurre en los mixomicetos.

Cápsula. Vaina envolvente de algunas bacterias; estructura esporífera o esporígena de los musgos y hepáticas; fruto simple. seco y dehiscente. formado a partir de un pistilo compuesto.

Carbohidrasa. Enzima que produce la hidrólisis de los hidratos de carbono.

Carbón. Hongo que pertenece al orden Ustilaginales; asimismo, enfermedad producida por dichos hongos.

Carbono, hidrato de. Compuesto orgánico constituido por hidrógeno. oxígeno y carbono, en el que el hidrógeno y el oxígeno se encuentran en la misma proporción que en el agua.

Carboxilasa. Enzima capaz de separar el anhídrido carbónico del grupo carboxílico (COOH) de ciertos ácidos orgánicos.

Cariolinfa. Gel o jugo nuclear.

Cariópside. Grano. Fruto simple, seco, uniseminado e indehiscente, en el que la cubierta seminal está fusionada con el pericarpio en toda su superficie como en los cereales.

Caroteno. Uno cualquiera de los pigmentos hidrocarburados amarillos, anaranjados o rojos, que se encuentran en los plastidios de las plantas y en tejidos animales.

Carotenoles. Xantofilas. Clase de pigmentos carotinoideos amarillos de los plastidios, que difieren de los carotenos por tener oxígeno en sus moléculas.

Carpelo. Hoja muy especializada que constituye la unidad estructural del pistilo de una flor de angiosperma.

Carpogonio. Gametangio femenino de algunas algas rojas, como, por ejemplo, *Polysiphonia*.

Carpospora. Espora producida en un carposporangio.

Carposporangio. Esporangio de algunas algas rojas en el que se forman las carposporas, como en *Nemalion*.

Carúncula. Órgano esponjoso, que absorbe agua y que se encuentra en unas pocas semillas como en la del ricino.

Caspari, bandas de. Espesamiento, generalmente en las membranas radiales y terminales de la endodermis.

Catabolismo. Fase destructiva del metabolismo que comprende los procesos de la digestión y de la respiración.

Catalasa. Enzima muy difundido en vegetales y animales que acelera la descomposición del peróxido de hidrógeno (agua oxigenada) con separación de agua y oxígeno libre.

Catalizador. Substancia que modifica la velocidad de una reacción, generalmente acelerándola, y que aparece inalterada al finalizar la reacción.

Celobiasa. Enzima que facilita la hidrólisis de la celobiosa en glucosa; uno de los en-

Escaneado con CamScanner

zimas que intervienen en la digestión de la celulosa.

Celobiosa. ($C_{12}H_{22}O_{11}$). Disacárido constituido por dos moléculas de D-glucosa; producto de la hidrólisis parcial de la celulosa.

Célula. Unidad biológica de estructura y función.

Celular, jugo. Contenido de las vacuolas celulares. Comprende una gran variedad de substancias como agua, pigmentos hidrosolubles y azúcares.

Celular, membrana. Membrana plasmática. Membrana exterior del protoplasto, adyacente a la pared celular.

Celulasa. Enzima que interviene en la hidrólisis de la celulosa en celobiosa.

Celulosa. Hidrato de carbono complejo (polisacárido) que se encuentra en gran abundancia en las membranas celulares de los vegetales.

Cenobio. Colonia de células o individuos independientes como en el alga verde *Volvox*.

Cenocito. Cuerpo vegetal o filamento plurinucleado en el que no existen divisiones por tabiques en protoplastos separados, como en algunas algas y hongos.

Centrómero. Región o lugar de implantación de una fibra del huso acromático a un cromosoma.

Centrosoma. Pequeña formación muy refringente que se encuentra en las proximidades del núcleo en muchas células animales y en algunas células de los vegetales inferiores. Algunos autores utilizan esta palabra como sinónimo de centríolo.

Cicadínea. Miembro del orden cicadáceas, fanerógamas, gimnospermas, utilizadas comúnmente con fines decorativos. Algunas se asemejan a las palmeras.

Cierre, células de. Las dos células clorofilosas especializadas que determinan el cierre de los estomas.

Cigomorfo. Con simetría bilateral.

Cigospora. Espora de reposo de paredes gruesas, resultante de la conjugación de isogametos.

Cigoto. Huevo fecundado; célula procedente de la fusión de gametos.

Cilios. Prolongaciones citoplasmáticas en forma de hilo o látigo de una célula, mediante las cuales algunos organismos unicelulares, gametos y zoosporas se desplazan en un medio líquido.

Cima. Tipo de inflorescencia determinada, generalmente ancha, a menudo aplanada, es decir, con flores centrales o terminales que florecen primero.

Cinetina. Substancia que provoca la división celular.

Circinada. Tipo de vernación en el que la hoja está arrollada en espiral desde el ápice hacia la base, como en los helechos.

Circuncisil. Tipo de dehiscencia de las cápsulas debida al desarrollo de una línea de abertura circular, como en *Portulaca*.

Circunnutación. Inclinación o cabeceo de un lado a otro de un tallo en crecimiento, ocasionado por el crecimiento desigual de diferentes secciones alrededor del tallo.

Cistocarpio. Formación algo compleja situada alrededor de los carpogonios de las algas rojas, como *Polysiphonia*, a los que envuelven.

Citasa. Enzima o sistema enzimático que interviene en la digestión de las hemicelulosas.

Citocinesis. División de la célula que se distingue de la mitosis o división nuclear.

Citocromo-oxidasa. Sistema enzimático que interviene en las fases finales de la respiración aeróbica, en las que el hidrógeno queda unido al oxígeno para formar agua.

Citocromos. Pigmentos respiratorios metaloproteicos, cuyo grupo activo es una hematina que contiene hierro; generalmente designados por citocromos *a*, *b* y *c*. Forman parte del sistema citocromo-oxidasa y actúan de portadores de hidrógeno en las reacciones de óxido-reducción.

Citología. Estudio de la célula.

Citoplasma. Materia viviente compleja de una célula, exceptuado el núcleo.

Citosoma. Citoplasma de la célula.

Cladófilo. Tallo semejante a una hoja.

Clamidospora. Espora de reposo de membranas gruesas y de carácter asexual, desarrollada a partir de hifas y no de conidióforos.

Clase. En la clasificación, grupo de órdenes.

Cleistotecio. Ascocarpio cerrado que se abre por ruptura.

Escaneado con CamScanner

Climax, asociación. Grupo de plantas considerado como vegetación definitiva que ocupa cualquier habitat determinado, bajo las condiciones ambientales existentes.

Clorénquima. Tejido que contiene clorofila.

Clorofila. Pigmento verde que se encuentra en los cloroplastos; de gran importancia para la fotosíntesis.

Cloroplasto. Formación citoplasmática que contiene clorofila, plastidio verde.

Clorosis. Resultado de la pérdida de clorofila por las plantas; frecuentemente asociada con la ausencia de luz, falta de minerales esenciales u otras causas, en cuyo caso se dice que la planta está clorótica.

Coalescencia. Unión por desarrollo conjunto de varias partes; en las flores, unión de los elementos de la misma clase, como la unión de los sépalos (sinsepalia).

Cocarboxilasa. Coenzima de carboxilasa.

Coco. Bacteria de forma esférica.

Coenzima. Substancia necesaria para la actuación de ciertos enzimas, principalmente enzimas oxidativos.

Coenzima A. Derivado del ácido pantoténico, vitamina del complejo B. Interviene en la aceptación y cesión del grupo acetílico ($CH_3CO—$).

Cofia. Masa de células en forma de dedal que recubre y protege al meristemo apical de la raíz.

Cohesión, teoría de la. Teoría explicativa de la ascensión de la savia por los tallos, basada principalmente en la fuerza de cohesión de las moléculas de agua, es decir, la capacidad de dichas moléculas para permanecer juntas cuando la tracción producida por la transpiración actúa en el extremo superior de una columna de agua.

Colateral, haz. Haz vascular en el que el floema y el xilema están situados en el mismo radio, el primero orientado hacia la periferia del tallo y el xilema hacia el centro.

Colénquima. Células vivas en las que el engrosamiento secundario de la membrana celular queda más o menos limitado a los ángulos de las células.

Coleóptilo. En las monocotiledóneas del tipo de las gramíneas, hoja que envaina las otras hojas foliares jóvenes en el tallo en crecimiento de la plántula.

Coleorriza. Parte del embrión de las gramíneas que recubre el extremo de la raíz.

Colmenilla. Hongo comestible del género *Morella*.

Coloide. Substancia compuesta de partículas cuyo diámetro oscila entre una millonésima y cien millonésimas de milímetro, dispersas a través de algún medio; un coloide líquido se denomina *sol*, y un coloide sólido, *gel*; estado de división muy fina.

Columela. En los musgos, eje central estéril de la cápsula o esporangio; empléase también para designar el eje central de algunos frutos; en los hongos, el cuerpo axil, estéril, dentro del esporangio.

Completa, flor. Flor que posee todas sus partes, a saber, sépalos, pétalos, estambres y pistilos.

Compuesta, hoja. Hoja con el limbo constituido por cierto número de folíolos, pudiendo ser palmeada o pinada-compuesta.

Compuesto, pistilo. Pistilo constituido por dos o más carpelos unidos.

Concéntrico, haz. Haz vascular en el que un tipo de tejido vascular rodea al otro, hallándose el xilema alrededor del floema o viceversa.

Conceptáculo. En algunas algas (*Fucus*), parte del tejido vegetativo que rodea a los órganos reproductores; empléase a veces para designar la cápsula de los musgos o el peridio de los hongos.

Condriosomas. Mitocondrios. Pequeños gránulos o cuerpos que se encuentran en el interior del citoplasma, importantes para la respiración.

Conduplicada. Tipo de vernación en la que una hoja está plegada a lo largo de una línea central o vena media, con las dos mitades de la superficie del limbo en contacto; también se emplea en filogenia para indicar la evolución sufrida por una hoja para constituir un carpelo.

Conduplicado, carpelo. Carpelo formado por el pliegue de una hoja a lo largo de una línea central; desarrollo filogenético considerado sencillo y primitivo.

Conidio. Espora reproductora, asexual, uni o pluricelular, de los hongos, formada ge-

Escaneado con CamScanner

neralmente por la separación terminal o lateral de las células de los conidióforos, o por ruptura de la hifa en unidades separadas.

Conidióforo. Hifa especializada o esporóforo portador de conidios.

Conífera. Nombre vulgar aplicado a los miembros del orden coniferales, de las gimnospermas; gimnosperma portadora de conos.

Conjugación. Fusión de gametos similares (isogametos).

Cono. Estróbilo. Formaciones portadoras de los esporangios de las coníferas y de otras plantas vasculares.

Convoluta. Tipo de vernación en el que la hoja está enrollada a manera de un rollo de pergamino, como en las rosas.

Corcho. Tejido suberizado o felema, desarrollado a partir del felógeno o cambium suberoso de los tallos y de las raíces; producto comercial obtenido de las encinas suberosas, muy desarrolladas en Europa meridional.

Cordiforme. En forma de corazón.

Corimbo. Tipo indeterminado de inflorescencia semejante al racimo, en el que las longitudes de los pedicelos de las flores individuales están dispuestas de tal modo que la parte superior de la inflorescencia es plana.

Cormo. Tallo corto, engrosado, erguido y subterráneo, con hojas escamosas o papiráceas.

Cornezuelo. Enfermedad de los cereales y de otras gramíneas, producida por una especie de *Claviceps*; el propio hongo o los esclerocios del hongo.

Corola. Conjunto de los pétalos de una flor.

Corredor, tallo. Tallo que crece horizontalmente por encima de la superficie del suelo, como en el fresal.

Córtex. Tejido parenquimático primario situado entre la epidermis y el tejido vascular de las raíces y tallos.

Corteza. Todos los tejidos del tallo o de la raíz, situados por fuera del cambium.

Cotiledón. Hoja de las semillas; la primera de las hojas de un embrión.

Crecimiento. Aumento en masa o volumen de un organismo, acompañado de un cambio irreversible en su forma y estructura, todo ello resultado de las actividades del protoplasma.

Crecimiento, gran período de. Período total de crecimiento de un órgano o planta.

Crecimiento por acreción. Crecimiento debido a la síntesis de nuevas substancias dentro del protoplasma.

Crecimiento por distensión. Crecimiento producido por la absorción de materiales externos del protoplasma.

Crecimiento, substancia de. Substancia natural o artificial, que en pequeñas cantidades afecta al crecimiento y, a menudo, a otras actividades fisiológicas de los vegetales.

Criba, placa. Área perforada de la membrana de un elemento de un tubo criboso.

Criboso, tubo. Serie de células especializadas con placas cribosas, unidas por sus extremos, formando un tubo por el cual circulan principalmente substancias nutritivas.

Criptógamas. Antigua designación aplicada a los vegetales que no producen flores ni semillas.

Cromátidas. Las dos partes apareadas de un cromosoma en el momento de su división longitudinal.

Cromatina. Parte del contenido químico del núcleo; material químico del cromosoma.

Cromatografía. Técnica empleada para la separación de varias substancias químicas, incluyendo a los pigmentos, basada en la diferente solubilidad y absorción por parte de un portador inerte como el papel de filtro o una columna de alguna substancia finamente pulverizada.

Cromonemas. Filamentos largos de los cromosomas visibles durante la profase de la mitosis.

Cromoplasto. Plastidio coloreado; plastidio que contiene únicamente pigmentos carotenoides, distinguiéndose en ello de los cloroplastos, que contienen también clorofila.

Cromosoma. Una de las estructuras nucleares de número definido, constituida por cromatina y portadora de las unidades hereditarias o genes.

Cromosomas sexuales. Cromosomas porta-

dores de genes predominantemente asociados con el determinismo del sexo; cromosoma X e Y.

Crossing-over. Entrecruzamiento. Intercambio de segmentos correspondientes entre cromátidas de cromosomas homólogos.

Crustáceo, liquen. Liquen aplanado, estrechamente aplicado al substrato.

Cruzada, polinización. Paso del polen de los estambres de la flor de una planta a los estigmas de otra situada en otra planta; o bien de los conos estaminados de una planta a los conos ovulados de otra.

Cuarentena. Detención obligatoria del transporte de plantas enfermas de una región a otra.

Cuesco de lobo. Basidiocarpio generalmente redondeado en el que las esporas quedan retenidas en su interior hasta su plena madurez, momento en que son expulsadas en forma de fino polvillo.

Cúpula. Estructura cupuliforme del tallo de varias hepáticas en la que se forman cuerpos reproductores vegetativos o yemas.

Cutícula. Revestimiento céreo de las membranas externas de las células epidérmicas.

Cutina. Substancia cérea que se encuentra en la membrana externa de las células epidérmicas, especialmente de las hojas, partes florales y frutos.

Chalaza o **calaza.** Parte del óvulo opuesta a la región micropilar; área común a la base de los tegumentos y a la nucela.

Chalazogamia o **calazogamia.** Penetración del tubo polínico y de los microgametos en el gametofito femenino, cerca de la región chalazal del óvulo.

Chaparral. Tipo de vegetación constituido por árboles bajos y arbustos, generalmente de las regiones semiáridas, cuyo follaje es generalmente persistente.

2,4-D. Ácido 2,4-diclorofenoxiacético. Substancia que actúa sobre el crecimiento, muy utilizada como herbicida.

Déficit de la presión de difusión (fuerza de succión). Término aplicado a la fuerza neta que hace penetrar el agua en una célula; poder absorbente de agua por parte de la célula.

Dehiscencia. Apertura natural de una cápsula o de otra parte floral en la madurez.

Dehiscente, fruto. Fruto cuyo pericarpio se abre espontáneamente en la madurez.

Delicuescente. Literalmente, que se funde; se aplica a los árboles cuyos troncos se ramifican a cierta distancia del suelo, dando ramas que, a su vez, se ramifican varias veces.

Dentado. Con dientes, con las puntas agudas dirigidas hacia fuera, como en algunos bordes foliares.

Desarrollo. Diferenciación que acompaña al crecimiento.

Deshidrogenasa. Enzima oxidante que separa al hidrógeno de ciertos compuestos orgánicos.

Desmidia. Alga verde unicelular microscópica perteneciente a la familia de las desmidiáceas.

Desnitrificación. Descomposición de los nitratos en nitritos y finalmente en nitrógeno gaseoso libre por acción de las bacterias del suelo, especialmente por las bacterias desnitrificantes.

Determinada. Refiérese a una inflorescencia con una sola flor terminal, que se abre antes que las situadas por debajo, como en una cima.

Dextrosa (glucosa, $C_6H_{12}O_6$). Azúcar monosacárido muy difundido en los vegetales.

Diadelfo, fa. Dícese de las flores cuyos estambres están soldados formando dos hacecillos, frecuentemente desiguales.

Diarco, ca. Con dos puntos o grupos de protoxilema.

Diastasa. Complejo enzimático que interviene en la hidrólisis del almidón en azúcar.

Diatomea. Uno de los miembros del grupo de algas unicelulares o coloniales pardodorados con membranas celulares silíceas que encajan entre sí como una caja y su tapadera.

Dicarión. Estado binucleado de un micelio que sigue a la fusión entre dos células sexuales, antes de que se realice la fusión nuclear, como ocurre en los ascomicetos, antes de la formación de las ascosporas.

Dicotiledónea. Plantas cuyos embriones forman dos cotiledones.

Dicotomía. Sistema de ramificación en las hepáticas y otros vegetales en los cuales el

Escaneado con CamScanner

eje principal se bifurca repetidas veces en dos ramas.

Difosfonucleótido (DPN). Coenzima derivado de la vitamina ácido nicotínico, que actúa en las reacciones de deshidrogenación.

Difusión. Movimiento molecular resultante de su energía cinética, que tiende a distribuirlas homogéneamente a través de un medio determinado.

Digestión. Procesos enzimáticos que nacen a las substancias solubles y difusibles, para que de este modo puedan ser transportadas o utilizadas en el metabolismo general del vegetal.

Dioico, ca. Literalmente, con dos casas. Dícese de las plantas con flores estaminadas y pistiladas en pies distintos o que tienen órganos masculinos y femeninos en pies separados.

Dipéptido. Compuesto orgánico formado por dos aminoácidos, con el grupo NH_2 de uno unido al grupo carboxílico del otro.

Diplococo. Bacterias constituidas por dos células esféricas (cocos), que permanecen unidas.

Diploide. Con un doble lote de cromosomas en cada célula, como ocurre en la generación esporofítica; dos veces el número haploide.

Disacárido. Azúcar constituido por dos moléculas de monosacárido.

Disolvente. El medio, generalmente, líquido, en el que está disuelta otra substancia; parte de una solución a través de la cual están dispersos los solutos.

Distiostela. Sifonostela consistente en una red de unidades vasculares separadas debido a las lagunas foliares.

Dominante, gen. Dícese del gen que cuando se halla presente en un híbrido, junto al gen antagónico, domina por completo en el desarrollo del carácter que condiciona. Así, en los guisantes, el carácter *semilla lisa* domina sobre el carácter *semilla rugosa*.

DPN. Abreviatura de difosfonucleótido.

Drupa. Fruto pétreo; fruto simple, carnoso, generalmente uniseminado, cuyo exocarpio es generalmente membranoso, el mesocarpio carnoso, y el endocarpio pétreo; ejemplos: el melocotón y la ciruela.

Ecidio. Soro o formación cupuliforme donde se forman las ecidiosporas de las royas.

Ecidiospora. Espora binucleada formada en el ecidio de una roya.

Ecología. Estudio de los vegetales en relación con su ambiente.

Ectofloemática, sifonostela. Sifonostela en la que el cilindro de xilema se halla junto a la medula, estando rodeado por el cilindro de floema.

Ectoplasto (membrana plasmática). Protoplasma periférico de un protoplasto, adosado a la membrana celular.

Elaterio. En las hepáticas, filamento elástico enrollado en espiral que se encuentra entre las esporas del esporangio; en *Equisetum*, cuatro bandas higroscópicas mazudas sujetas a las esporas y que contribuyen a su dispersión.

Embrión. Joven planta esporofita todavía sujeta a la planta o parte de la planta, de la que se ha originado; planta joven dentro de la semilla.

Empalizada, mesofilo en. Células clorofílicas alargadas situadas por debajo de la epidermis superior de las hojas.

Endarco, a. Literalmente, origen interno; refiérese al origen o posición del protoxilema en relación al metaxilema, que se forma por fuera de aquél.

Endocarpio. Capa interna del pericarpio (pared del fruto).

Endodermis. Tejido propio de las raíces y de algunos tallos, constituido por dos capas de células, generalmente con bandas de Caspari sobre las membranas radiales y transversas, adosada a la cara interna del córtex.

Endoplasto. Citoplasma central del protoplasto, opuesto a ectoplasto.

Endospermo. Tejido nutritivo formado alrededor de un embrión en el óvulo. En algunas especies el endospermo es consumido por el embrión antes de que madure la semilla, como en los guisantes y judías.

Endospermo, núcleo del. Núcleo resultante de la fusión de uno de los espermatozoides con los dos núcleos polares en el ga-

Escaneado con CamScanner

metofito de las angiospermas. Da lugar al endospermo.

Endotecio. Tejido de una antera por debajo de la epidermis, interviene en la dehiscencia de la antera.

Endotérmica. Reacción química a la que acompaña la absorción o el almacenamiento de calor o energía, como ocurre en la fotosíntesis.

Endurecimiento. Tratamiento de las plantas de tal modo que quede aumentada su resistencia a las bajas temperaturas o a la sequía.

Entrenudo. Parte de un tallo situada entre dos nudos sucesivos.

Enzima. Substancia orgánica de naturaleza proteica, producida por los seres vivos, que funciona como catalizador de las reacciones del metabolismo.

Epicótilo. Parte del eje de un embrión situada por encima de la región de implantación de los cotiledones.

Epidermis. Capa celular externa, generalmente cutinizada, en una planta joven y en algunas partes de las plantas adultas, como son las hojas y los frutos.

Epífita. Planta que vive sobre otro vegetal u objeto, pero que no es parásita.

Epiginia. Condición de la flor en la cual un tubo floral, constituido por las bases de las restantes partes florales, está unido (adnato) a la pared del ovario, con lo cual las otras partes parecen surgir de la parte superior del ovario.

Escalariforme. Que tiene señales que sugieren una escalera, como en los vasos escalariformes.

Escaramujo. Fruto del rosal, constituido por un tubo floral carnoso que rodea a un grupo de aquenios.

Escisión. División por partición, como ocurre en las bacterias.

Esclereida. Célula fuertemente engrosada o lignificada, por lo general aproximadamente isodiamétrica.

Esclerénquima. Tejido de sostén constituido por fibras de paredes gruesas o por células pétreas.

Esclerocio. En los hongos, masa compacta de micelio endurecido del que pueden desarrollarse cuerpos fructificantes.

Escorpioidea, cima. Cima en la que la mitad del ramillete deja de desarrollarse, constituyéndose de este modo un eje unilateral, enrollado, con las flores situadas en el lado convexo del raquis.

Escutelo. Cotiledón único del embrión de las gramíneas.

Esfenópsidas. Subdivisión de las traqueofitas que comprende las colas de caballo y formas fósiles emparentadas.

Espádice. Espiga o cabeza carnosa con flores de ambos sexos, generalmente imperfectas, rodeadas comúnmente por una vaina envolvente denominada espata.

Espata. Vaina envolvente de un espádice.

Especie. Categoría taxonómica entre el género y la variedad; grupo de vegetales o animales que poseen en común uno o más caracteres distintivos y que son capaces de cruzarse reproduciéndose sus caracteres en la descendencia, siendo por tanto relativamente estable en la Naturaleza.

Espermagonio. Órgano en forma de botella que produce espermatias.

Espermatangio. Órgano sexual masculino o anteridio, de las algas rojas.

Espermatia. Gameto masculino de las algas rojas; en las royas, una picniospora o célula nacida en la punta de una hifa en los espermagonios (picnios) que se fusiona con otra célula de linaje opuesto, a continuación de lo cual se originan los aecios.

Espermátide. Célula madre de los anterozoides o espermatozoides móviles.

Espermatofita. Miembro de las espermatofitas (fanerógamas); planta con semillas.

Espermatozoide. Gameto masculino.

Espiga. Inflorescencia en la que las flores son sésiles sobre un eje más o menos alargado.

Espiguilla. Grupo de una o más flores subtendido por una pareja común de glumas como en las gramíneas.

Espina. Formación afilada, puntiaguda, formada generalmente por una hoja o parte foliar modificada.

Espiral, vaso. Vaso con una banda interna espiralada de lignocelulosa.

Espiroqueta. Bacteria delgada espiralada y ondulante.

Espora. Estructura unicelular o de poco nú-

Escaneado con CamScanner

mero de células de muchos tipos y formas, que generalmente se origina en esporangios y que, exceptuando las esporas bacterianas y las meiosporas, interviene generalmente en la reproducción asexual.

Esporángio. Caja de esporas.

Esporangióforo. Esporóforo portador de un esporangio.

Esporocarpio. Cuerpo pluricelular que sirve para la formación de las esporas.

Esporocito. Célula capaz de sufrir la división meiótica.

Esporofila. Hoja portadora de esporas, es decir, que produce esporangios.

Esporofito. En la alternancia de generaciones, planta diploide en la que se realiza la meiosis, determinando de este modo la formación de meiosporas.

Esporóforo. Formación portadora de esporas. Báside. Esporífero.

Esporogénesis. Producción de esporas.

Esqueje. Brote separado del vegetal que se utiliza para su propagación.

Esquizocarpio. Fruto simple, seco e indehiscente de la familia de la zanahoria, constituido por dos carpelos que se separan en la madurez en dos mericarpios, cada uno de ellos uniseminado.

Estafilococo. Miembro de un grupo de bacterias Gram-positivas que forman acúmulos arracimados.

Estambre. Órgano productor de polen de una flor, que consta generalmente de un filamento y de una antera.

Estaminada, flor. Flor portadora de estambres pero carente de pistilos.

Estela. Cilindro central en los tallos y raíces de las plantas vasculares; originalmente se aplicaba tan sólo a los tejidos primarios, pero se considera generalmente como el esqueleto vascular del vegetal.

Estepas. Vastas extensiones en el sudeste de Europa y Asia, generalmente planas y desprovistas de bosques.

Esterasas. Clase de enzimas que intervienen en la hidrólisis (digestión) de las grasas y de otros ésteres.

Esterigma. Pequeño pedúnculo o prolongación en forma de espícula del ápice de un basidiomiceto sobre el que se desarrolla la basidiospora.

Esterilización. De un medio, el acto o proceso de dar muerte a todos los organismos vivientes que se hallan en aquel medio: de los organismos, pérdida de las estructuras sexuales.

Estigma. Parte receptiva de un pistilo, que recibe el polen y sobre el cual germina.

Estilo. Parte alargada de muchos pistilos entre el estigma y el ovario, a través del cual crece el tubo polínico.

Estímulo. Agente o cambio ambiental que provoca reacción de algún ser vivo.

Estipe o estípite. Pedúnculo corto; el tallo de un hongo. Tallo no ramificado de las plantas herbáceas.

Estípula. Uno de los miembros de la pareja de estructuras foliares, generalmente pequeñas, que se encuentran en la base de la hoja en muchas plantas.

Estolón. Tallo que crece horizontalmente sobre la superficie del suelo; antiguamente se aplicaba también a un tallo o rama que se dobla hacia el suelo y enraiza por la punta; en los hongos, hifa horizontal con vástagos allí donde toca al substrato y forma haustorios y rizoides en el substrato y micelio aéreo o esporas por encima de éste, como en las Mucorales.

Estoma. Pequeño poro rodeado por las células de cierre que se encuentra en la epidermis de las hojas, tallos y otras partes, y a través del cual tiene lugar el intercambio gaseoso.

Estomio. Abertura lateral de los esporangios de los helechos, entre las células labio, y a través del cual se verifica la dehiscencia.

Estreptococo. Miembro de un grupo de bacterias Gram-positivas que forman cadenas y que se dividen únicamente en un solo plano.

Estreptomicina. Antibiótico obtenido de *Streptomyces*; un actinomiceto.

Estróbilo. Grupo cónico de esporofilas sobre un eje central.

Eusporangio. Esporangio desarrollado a partir de varias células iniciales y que se encuentra en todas las plantas vasculares, excepto en los helechos leptosporangiados.

Eustela. Estela en la cual hay haces separa-

Escaneado con CamScanner

dos de tejido vascular alternando con tejido fundamental a lo largo del eje.

Exarca. Literalmente de origen externo; refiérese a la posición del protoxilema en relación con el metaxilema, formándose este último centrípetamente, o hacia el centro, como ocurre en las raíces.

Excurrente. Tipo de ramificación en los árboles, caracterizado por la presencia de un solo tronco principal vertical, que se adelgaza desde la base hacia arriba y del que salen ramas radialmente hacia afuera, con lo que el árbol adquiere forma cónica.

Exocarpio. Capa externa del pericarpio (pared del fruto).

Exotérmica. Referido a una reacción química con liberación de calor o energía, como en la respiración.

Extracelular, digestión. Digestión que se realiza fuera de la célula.

F_1. Primera generación filial resultante del cruzamiento de los individuos de la generación paterna que difieren en algunos rasgos específicos; primera generación subsiguiente a la hibridización.

F_2. Segunda generación filial, subsiguiente a la hibridización.

Familia. En la clasificación, grupo de géneros.

Fanerógama. Término aplicado antiguamente a las plantas con flores o con semillas, cuando todos los vegetales se agrupaban en dos clases, criptógamas y fanerógamas.

Fascicular, cambium. Cambium situado dentro de un haz vascular.

Fecundación. Fusión de gametos en la reproducción sexual.

Felema. Corcho.

Felodermo. Tejido secundario formado por cambium suberoso en la cara interna hacia el floema.

Felógeno. Cambium suberoso. Tejido que origina el peridermo.

Fenotipo. Aspecto o conjunto de caracteres visibles de un organismo.

Fermentación. Proceso oxidativo que se realiza en ausencia de oxígeno libre; respiración anaeróbica.

Fertilizante. Substancias orgánicas o inorgánicas indispensables para las plantas o para mejorar las condiciones físicas del suelo.

Fibra. Célula alargada, de paredes gruesas, que se encuentra en muchas partes vegetales.

Ficocianina. Pigmento azul de las algas verdeazuladas.

Ficoeritrina. Pigmento rojo de las algas rojas.

Ficomicetos. Hongos semejantes a algas; una clase de hongos en la que las esporas se producen en esporangios y las hifas carecen generalmente de septos.

Filamento. Parte del estambre semejante a un tallo, portadora de la antera; cualquier formación filamentosa, como en las algas; fila delgada de células.

Filético. Relativo o perteneciente a un phylum o línea de descendencia.

Filogenia. Historia racial de un tipo vegetal o animal.

Filotaxia. Sistema u ordenación de la disposición de las hojas.

Fisiología. Ciencia que trata de los procesos vitales y de las funciones de los diferentes órganos y tejidos de los organismos vivos.

Fitohormonas. Hormonas vegetales.

Fitoplancton. Conjunto de vegetales que flotan libremente.

Flagelo. Formación protoplasmática alargada, fina, en forma de látigo, generalmente más larga que un cilio, mediante la cual los organismos unicelulares, esporas de enjambramiento y zoosporas, se desplazan en un medio líquido.

Flavin-adenina dinucleótido (FAD). Coenzima derivado de la vitamina B_2 (riboflavina), que funciona como portador de un electrón o átomo de hidrógeno en las reacciones de óxido-reducción propias de la respiración aeróbica.

Flavona. Pigmento amarillento hidrosoluble relacionado con las antocianinas.

Floema. Tejido conductor constituido generalmente por tubos cribosos, células acompañantes, parénquima floemático y, frecuentemente, fibras.

Flor. Órgano reproductor de las angiospermas. Consta de un tallo corto portador de

Escaneado con CamScanner

hojas especializadas, algunas de las cuales son esporófilas.

Floral, yema. Yema que dará lugar a una flor.

Florídeo, almidón. Tipo de almidón o polisacárido que se encuentra en las algas rojas. Con el yodo da un color rojo vinoso o violeta rojizo, en vez del azul-violeta intenso característico del almidón ordinario.

Foliar, cicatriz. Cicatriz que queda en un tallo al desprenderse una hoja.

Foliar, laguna. Seno o ruptura en un cilindro vascular por encima de la traza foliar producida por el peso del tejido vascular del tallo a la hoja.

Foliar, mosaico. Disposición de las hojas originada por una iluminación lateral, en la que todas ellas se orientan hacia el lado iluminado.

Foliar, primordio. Prominencia lateral de un meristemo apical que se desarrolla originando una hoja.

Foliar, traza. Cordón vascular que pasa desde el cilindro vascular de un tallo a una hoja.

Folículo. Fruto simple, seco, dehiscente, derivado de un pistilo simple y que en la madurez se abre por una sola sutura, como en la asclepias.

Folíolo. Una de las partes aisladas del limbo de una hoja compuesta.

Folioso, liquen. Liquen en forma de hojas.

Fósil. Impresión o restos de un vegetal o animal de tiempos geológicos pasados que han adquirido consistencia pétrea.

Fotoperiodicidad. Crecimiento, desarrollo y floración de los vegetales en respuesta a la duración de su exposición a la luz.

Fotosíntesis. Proceso mediante el cual las células que contienen clorofila almacenan energía radiante y liberan oxígeno en la obtención de hidratos de carbono a partir del agua y del anhídrido carbónico.

Fototropismo. Movimiento de crecimiento de los vegetales inducido por el estímulo de la luz.

Frío, rigor del. Coagulación o agrupación del protoplasma debida a la aplicación de una temperatura submínima.

Fronde o fronda. Hoja de un helecho y de algunas otras plantas con hojas grandes.

Fructicoso, liquen. Liquen en forma de pequeña mata; liquen erguido y muy ramificado.

Fructificador, cuerpo. Término aplicado a cualquier formación reproductora de los vegetales.

Fructosa ($C_6H_{12}O_6$). Azúcar de fruta, monosacárido que se encuentra en muchos vegetales.

Frutal, yema. Yema que origina una flor o flores y fruto.

Fruto. Formación consistente en uno o más ovarios maduros, junto con cualquier otra formación accesoria adherida a los mismos.

Fucoxantol. Fucoxantina. Pigmento xantofílico de color pardo; uno de los principales pigmentos de las algas pardas.

Fundamental, meristemo. Meristemo primario que origina la medula, los radios medulares y el córtex.

Fungicida. Substancia que destruye a los hongos o inhibe el desarrollo de sus hifas o esporas.

Funículo. Pedúnculo de un óvulo.

Gametangio. Formación portadora de gametos.

Gameto. Célula capaz de unirse a otra en la reproducción sexual para producir un cigoto.

Gametóforo. Estructura de las briofitas portadora de los órganos sexuales.

Gamopetalia (véase SIMPETALIA).

Gamosepalia (véase SINSEPALIA).

Gel. Coloide gelatinoso.

Gen. Uno de los elementos transportados en los cromosomas, que determina una o más características hereditarias.

Generativo, núcleo. Núcleo de los granos de polen, que por división da origen a los espermatozoides.

Género. Grupo de especies estrechamente emparentadas.

Genética. Parte de la Biología que estudia los problemas de la reproducción y la herencia.

Genoma. Grupo «lote» de cromosomas presentes en un gameto.

Genotipo. Constitución genética de un orga-

Escaneado con CamScanner

nismo determinada por el conjunto de genes que posee.

Geotropismo. Curvatura de crecimiento inducida por la gravedad.

Germinación. Inicio del desarrollo de una espora, semilla u otra estructura.

Germinativo, tubo. Proceso tubular de una espora en germinación, que da lugar a una hifa.

Giberélico, ácido. Substancia de crecimiento obtenida del hongo *Gibberella fujikuroi*.

Gimnosperma. Planta portadora de semillas desnudas, sin ovario.

Gineceo. Pistilo o pistilos colectivos de una flor.

Glicerina. Trihidroxialcohol, dulce, siruposo, incoloro e inodoro, que se forma en la digestión de las grasas y aceites fijos en la planta.

Glicógeno. Hidrato de carbono blanco, amorfo e insípido, relacionado con el almidón, que se encuentra en el hígado de muchos animales y en algunos vegetales, especialmente en ciertos hongos y algas.

Glicólisis. Descomposición oxidativa enzimática del azúcar en sus componentes más simples, sin intervención de oxígeno libre; primeras fases de la respiración.

Glóbulo. Anteridio esférico de las carales.

Glucosa (dextrosa o azúcar de uva, $C_6H_{12}O_6$). Monosacárido que se encuentra en muchas plantas.

Glucósido. Compuesto orgánico que libera glucosa en su hidrólisis.

Gluma. Bráctea externa e inferior de la espiguilla de las gramíneas.

Glutatión. Substancia autooxidante que interviene en ciertas oxidaciones en la célula.

Golgi, cuerpos de. Estructura reticular que se encuentra en algunas células.

Goma. Substancia coloidal, hidrosoluble, pegajosa en estado húmedo, que se endurece al secarse, segregada por las plantas o extraída de las mismas.

Gonidio. Célula propagadora formada asexualmente; en los líquenes, célula algal del talo.

Gonimoblásticos, filamentos. Filamentos frecuentemente apelotonados que se originan del carpogonio fecundado de algunas algas.

Gram-negativa (véase REACCIÓN DE GRAM).

Gram-positiva (véase REACCIÓN DE GRAM).

Gram, reacción de. Método de coloración de las bacterias mediante su tratamiento con una solución especial de yodo después de haberlas teñido con violeta de genciana. Ciertas especies *(Gram-positivas)* conservan el color púrpura, mientras que otras *(Gram-negativas)* quedan decoloradas, lo que proporciona una base para su clasificación.

Grano. Cariópside. Fruto sencillo, uniseminado, seco o indehiscente, en el que la cubierta seminal está fusionada con el pericarpio en toda su superficie, como en los cereales.

Grasa. Compuesto orgánico utilizado como alimento, constituido por carbono, hidrógeno y oxígeno, con relativamente más carbono e hidrógeno y menos oxígeno que en un hidrato de carbono; ésteres de la glicerina y de los ácidos grasos, insolubles en agua, pero solubles en éter y cloroformo.

Graso, ácido. Uno cualquiera del grupo de ácidos orgánicos, cuyos miembros superiores se encuentran en las grasas naturales; por ejemplo, el ácido esteárico y el palmítico.

Gravitacional, agua. Agua libre. Parte del agua que cae al suelo y que se infiltra en respuesta a la gravedad.

Gutación. Expulsión de agua en forma líquida por las plantas, generalmente por parte de estructuras especiales denominadas hidátodos.

Haces, cicatrices de los. Cicatrices que se encuentran dentro de las cicatrices foliares, producidas por la ruptura de los haces vasculares que pasaban desde el tallo a los pecíolos de las hojas antes de la caída de éstas.

Halofita. Planta que vive naturalmente en suelos impregnados de sal, especialmente en las costas marinas y desiertos alcalinos.

Haploide. Poseedor de una sola dotación completa de cromosomas en cada célula, o de la mitad del número que se encuentra en las células somáticas de la genera-

Escaneado con CamScanner

ción esporofítica; generalmente se expresa de manera abreviada por (N), y se refiere a las células de la generación gametofítica.

Haustorio. Rama especializada de una hifa que penetra en las células vegetales y sirve como órgano de sujeción o absorción; en las plantas vasculares, raíz parásita.

Hemicélula. Mitad de una desmidia.

Hemicelulosa. Substancia de un grupo de polisacáridos, menos compleja que la celulosa y fácilmente hidrolizable en azúcares sencillos.

Hepática. Cualquiera de los vegetales pertenecientes a la clase de las hepáticas.

Herbácea perenne. Planta herbácea con partes perennes subterráneas que desarrollan brotes aéreos todos los años.

Herbario. Colección de plantas secas prensadas; dícese, asimismo, de la habitación o edificio donde se conserva la colección.

Herencia. Transmisión de los caracteres genéticos, morfológicos, fisiológicos o mentales de los padres a sus descendientes.

Hesperidio. Baya con una piel externa, consistente y separable, como, por ejemplo, en la naranja.

Heterobasidiomicetos. Grupo de basidiomicetos parásitos al que pertenecen las royas y los tizones.

Heterocigoto. Que posee genes opuestos de una pareja de genes presentes en el propio organismo; por ejemplo, una planta de guisantes de semilla amarilla, con genes para el carácter amarillo (A), así como para el carácter verde (a), siendo el primero dominante (compárese con HOMOCIGOTO).

Heterocisto. Gran célula inerte en los filamentos de las algas verdeazuladas que separa a las hormogonias contiguas.

Heterogametos. Gametos que difieren por su tamaño, estructura y comportamiento, como el espermatozoide y el huevo.

Heterogamia. Reproducción sexual realizada mediante gametos diferentes, a saber espermatozoides y óvulos.

Heteroico. Dícese del parásito que necesita dos huéspedes diferentes para completar su ciclo vital, como sucede en algunas royas.

Heterosis. Los diferentes efectos que tienen lugar a consecuencia del cruzamiento entre dos progenitores heterocigotos, principalmente un aumento de vigor (vigor híbrido) o capacidad para el crecimiento que presentan los animales o vegetales, a consecuencia de dicho cruzamiento.

Heterospóreo. Que produce microsporas y megasporas.

Heterotálico. Dícese de los vegetales (especialmente algas y hongos) en los que los gametangios masculinos se forman sobre un filamento o planta, y los gametangios femeninos en otro distinto.

Heterotrófico, vegetal. El que es incapaz de sintetizar hidratos de carbono a partir del CO_2 y agua, siendo, por tanto, saprófito o parásito.

Hexosa. Azúcar de seis carbonos.

Hibridización. Obtención de descendientes híbridos mediante el cruzamiento de diferentes especies o variedades de animales o vegetales.

Híbrido. Descendiente del cruzamiento entre vegetales o animales de diferentes especies.

Hidátodo. Poro de agua. Estructura a través de la cual se exuda el agua en el fenómeno de la gutación.

Hidrarca. Aplícase a las sucesiones vegetales de los charcos, estanques y otras formaciones acuosas.

Hidratación. Unión de una substancia química con el agua sin que vaya acompañada de descomposición química.

Hidrofilia. Apetencia de agua. Aplícase a determinados coloides.

Hidrófita. Planta acuática o que vive en un suelo saturado.

Hidrolasa. Enzima capaz de acelerar la hidrólisis.

Hidrólisis. Cambio o descomposición de un compuesto en otros más sencillos debido a la adición química de agua.

Hidroponia. Desarrollo de los vegetales en soluciones acuáticas de substancias inorgánicas.

Hidrotropismo. Movimiento de crecimiento o inclinación resultante del estímulo producido por el agua o el vapor de agua.

Hierba. Planta que carece de un tallo leño

Escaneado con CamScanner

so persistente por encima del suelo; también, planta que se utiliza en medicina o como condimento.

Hierbajo. Planta espontánea que nace en terrenos cultivados, perjudicando a los cultivos o a la vegetación deseada; planta económicamente inútil, antiestética o indeseada.

Hifa. Filamento del micelio de un hongo.

Higroscópica, humedad. Película muy delgada de agua que permanece adherida a las partículas del suelo, en un suelo secado al aire.

Hilo. Cicatriz en las semillas en el lugar donde la semilla se separó del funículo.

Himenio. Superficie o capa fructificante de un ascocarpio o basidiocarpio.

Hipantio. Aumento o desarrollo del toro existente por debajo del cáliz; un tubo floral.

Hipocotíleo. Eje de un embrión situado por debajo de los cotiledones.

Hipoginia. Condición de las flores en las que los estambres, pétalos y sépalos parten del receptáculo situado por debajo y son enteramente libres de los ovarios de los pistilos.

Hoja. Expansión generalmente verde de un tallo que generalmente consiste de pecíolo, limbo y, a veces, de estípulas.

Holoenzima. Enzima completo o intacto, constituido por el apoenzima y el coenzima.

Homocigoto. Que posee genes idénticos de una pareja de genes presentes en el mismo organismo; por ejemplo, una planta de guisantes exclusivamente amarillos con los genes (AA) para el carácter amarillo.

Homóloga, teoría. Teoría de la alternancia de generaciones según la cual los vegetales han evolucionado a partir de un grupo ancestral de algas en el que tanto la fase gametofítica como esporofítica estaban ya diferenciadas.

Homólogos, cromosomas. Pareja de cromosomas esencialmente iguales en forma y tamaño, cada uno de ellos procedente de un progenitor diferente.

Homospóreo. Que produce meiosporas de un solo tipo.

Homotálico. Dícese de los vegetales (principalmente algas y hongos) en los que tanto los gametangios masculinos como los femeninos se forman sobre el mismo filamento o planta.

Hongo. Uno cualquiera de los miembros de un grupo de plantas talosas que carecen de clorofila y que por tanto viven a expensas de otros vegetales o animales o sobre una materia orgánica. Su cuerpo vegetal se denomina micelio.

Hormogonia. Sección de un filamento de las algas verdeazuladas, separado de otra sección por un heterocisto.

Hormona. Substancia formada naturalmente en una parte del organismo y transportada a otra donde, en cantidades extremadamente pequeñas, es capaz de producir efectos fisiológicos acusados.

Huésped. Vegetal o animal parasitado por otro organismo.

Huevo. Gameto femenino.

Humus. Materia orgánica en descomposición que se encuentra en el suelo.

Imbibición. Absorción del agua por parte de las substancias coloidales; uno de los métodos mediante los cuales los pelos radicales y otras partes vegetales pueden obtener agua.

Imperfecta, flor. Flor que carece de estambres o de pistilos.

Incompleta, flor. Flor que carece de uno o más de los verticilos florales (cáliz, corola, estambres o pistilos).

Indehiscente, fruto. Fruto seco que no se abre en la madurez.

Indeterminada, inflorescencia. Aquella que continúa creciendo por el ápice, formándose las flores lateralmente en las axilas de las hojas o brácteas, hallándose las más jóvenes más cercanas al ápice

Indusio. En los helechos, membrana que recubre al soro.

Ínfero, ovario. Aquel en que el tubo floral está unido a la pared del ovario, apareciendo, por consiguiente, el ovario situado por debajo de las otras partes florales.

Inflorescencia. Disposición de las flores sobre el eje floral; agrupación de flores.

Insectívora, planta. Planta que captura y digiere insectos.

Intercalar, meristemo. Meristemo general-

Escaneado con CamScanner

mente presente en las bases de los entrenudos de los tallos de las gramíneas y de otros vegetales, siendo partes del meristemo apical que quedaron aisladas del ápice por los tejidos en diferenciación.

Interfascicular, cambium. Cambium que se forma entre los haces vasculares.

Intracelular, digestión. Digestión que se realiza en el interior de una célula.

Inulina. Polisacárido blanco, insípido, que al hidrolizarse da fructosa y que se encuentra principalmente en las raíces, tubérculos y rizomas de algunas plantas.

Invertasa. Denominada también sacarasa, sucrasa o (β-*d*-fructosidasa). Enzima que acelera la hidrólisis de la sacarosa en glucosa y fructosa.

Involucro. Anillo de brácteas que rodea una inflorescencia, como en algunas compuestas, o a los frutos núculas, como en las avellanas.

Involutivo. Tipo de vernación en el que ambos bordes de la hoja aparecen enrollados longitudinalmente sobre la superficie superior, hacia la vena media, como en las violetas.

Irregular, flor. Flor con simetría bilateral o cigomorfa.

Isodiamétrico. Que tiene diámetros iguales en todas las direcciones.

Isogametos. Gametos iguales, que no presentan diferencias sexuales ni de otras clases.

Isogamia. Tipo de reproducción sexual en la que intervienen isogametos.

Istmo. Estrecha conexión entre ambas mitades celulares en las desmidiáceas.

Krebs, ciclo de. Serie de reacciones de óxido-reducción, a través de las cuales el hidrógeno y el CO_2 son liberados gradualmente de una serie de ácidos orgánicos mediante la acción de diversos enzimas en la oxidación aeróbica del ácido pirúvico, en el transcurso de la respiración. El ciclo de Krebs interviene asimismo en otras actividades metabólicas.

Lámina. Limbo foliar.

Laminillas. Formaciones laminares de la superficie inferior del píleo de los hongos agáricos.

Lanceolada. Hojas en forma de punta de lanza, es decir, varias veces más largas que anchas. Estas hojas son más anchas hacia la base, y se estrechan gradualmente hacia el ápice.

Látex. Jugo lechoso, generalmente blanco, que se encuentra en los conductos laticíferos de ciertas plantas y que se usa comercialmente para la fabricación del caucho, chiclé y gutapercha.

Látex, célula del. Células vivas, cenocíticas, de los conductos laticíferos.

Látex, vasos del. Células alargadas unidas por sus extremos que constituyen un tipo de conducto laticífero.

Laticífero, conducto. Tubo o conducto formado por vasos o células laticíferos, que llevan látex.

Legumbre. Fruto simple, seco y dehiscente desarrollado a partir de un pistilo único y que se abre en la madurez a lo largo de dos suturas; se aplica también a cualquier miembro de la familia de las leguminosas.

Lema. En las gramíneas, la bráctea inferior de las dos que rodean a la flor.

Lenticelas. Estructuras pluricelulares de la capa suberosa externa de los tallos, que se presentan en forma de manchas o arrugas y que funcionan en el intercambio gaseoso.

Leñoso, radio. Fila radial de células parenquimáticas en el xilema secundario.

Leptosporangio. Esporangio derivado de una célula superficial, como en los helechos comunes.

Leucoplasto. Plastidio incoloro.

Liana. Planta trepadora que enraíza en el suelo y se apoya mecánicamente sobre un árbol u otra plana cualquiera; las lianas leñosas son características de los bosques lluviosos tropicales.

Licopena. Pigmento carotinoide que se encuentra en el fruto del tomate y en otros miembros de la familia de las solanáceas.

Licópsidas. Subdivisión de las traqueofitas a la que pertenecen los «musgos mazudos» y las isoetíneas.

Lignina. Substancia orgánica compleja que constituye las membranas de algunas células, especialmente las del xilema; se combina con la celulosa para formar la lignocelulosa.

Escaneado con CamScanner

Ligula. En las gramíneas, prominencia de la parte superior de la vaina foliar, aplícase también al limbo aplanado y prominente de algunas flores marginales o radios de las compuestas.

Limbo. Parte extendida de una hoja.

Linkage. Enlace. Tendencia a heredarse juntos determinados genes (o los caracteres que condicionan) debido a su localización en un mismo cromosoma.

Lipasa. Enzima que hidroliza las grasas convirtiéndolas en ácidos grasos y glicerina.

Liquen. Planta talosa que vive generalmente epífita sobre las rocas, corteza u otros objetos, consistente en la asociación simbólica de un hongo con un alga.

Loculicida, dehiscencia. Apertura del lóculo de un ovario a lo largo de la sutura dorsal; aplícase a la dehiscencia de las cápsulas.

Lóculo. Cavidad del ovario en la que se hallan los óvulos.

Lodícula. Cada una de las pequeñas escamas o procesos en la base de la flor de las gramíneas que rodean al ovario.

Lomento. Fruto simple, seco, indehiscente, desarrollado a partir de un solo pistilo y que se abre en la madurez a lo largo de una sola sutura, como en *Asclepias*.

Longevidad. Duración de la vida.

Luteol. Pigmento xantofílico comúnmente presente en las hojas.

Macrandro. Dícese de las algas que poseen plantas masculinas largas o grandes; aplícase también a la reproducción sexual cuando los anteridios se desarrollan sobre filamentos largos o de gran tamaño.

Macroconidio. Conidio grande, formado generalmente en un período distinto o en un esporocarpio diferente del que produce microconidios.

Macrogametofito. Gametofito femenino.

Macrospora. Meiospora de las plantas vasculares de la que se desarrolla el gametofito femenino.

Macrospora, célula madre de la. Macrosporocito. Célula diploide que al sufrir la meiosis da lugar a cuatro macrosporas.

Macrosporocito. Célula madre de las macrosporas, a partir de la cual se originan las macrosporas mediante la meiosis.

Macrosporofila. Hoja especializada, portadora de macrosporangios.

Madera. Xilema, especialmente de árboles y arbustos.

Maderas duras, árboles de. Árboles pertenecientes a las angiospermas.

Maltasa. Enzima que hidroliza la maltosa en glucosa.

Maltosa ($C_{12}H_{22}O_{11}$). Azúcar de malta, disacárido constituido por dos moléculas de glucosa.

Mancha ocular. Mancha pigmentada, pequeña, sensible a la luz, presente en las algas móviles y en las células reproductoras de algunas otras algas.

Marchitez, coeficiente de (porcentaje de marchitez permanente). Porcentaje de agua que queda en el suelo, en el que las plantas están permanentemente marchitas.

Media, lámina. Capa mediana de una pared celular; membrana original, constituida por substancias pécticas, situada entre dos protoplastos adyacentes y que persiste como capa de cementación entre membranas celulares adyacentes.

Media, vena. Vena central y principal de una hoja con venación pinada.

Medula. Tejido parenquimático que ocupa el centro de los tallos.

Medular, radio. Prolongación de grupos de células de la medula entre los haces vasculares.

Meiocito. Célula apta para sufrir la división meiótica.

Meiosis. Proceso consistente en dos divisiones nucleares mediante las cuales el número de cromosomas se reduce a la mitad; asociada con la producción de gametos en los animales y de meiosporas en los vegetales.

Meiospora. Espora resultante de la meiosis.

Mericarpio. Una de las dos mitades de un esquizocarpio.

Meristemo. Tejido indiferenciado constituido por células parenquimáticas capaces de dividirse activamente y de diferenciarse para dar lugar a los restantes tipos de células.

Mesarco. Condición del xilema primario en la que el metaxilema se diferencia en to-

Escaneado con CamScanner

das direcciones a partir de puntos de protoxilema, como se observa en los helechos.

Mesocarpio. Capa media de pericarpio.

Mesofilo. Parte interior de la hoja situada entre las capas epidérmicas superior e inferior.

Mesofita. Planta que vive en condiciones medianas de humedad, ni demasiado secas ni demasiado húmedas.

Metabolismo. Conjunto de procesos que intervienen en la construcción y destrucción del protoplasma; los procesos sintéticos o constructores constituyen la fase anabólica del metabolismo; los procesos destructivos, la fase catabólica.

Metafase. Estadio de la mitosis en el que los cromosomas permanecen agregados en el ecuador del huso.

Metafloema. Floema primario formado después de la diferenciación del protofloema.

Metaxilema. Xilema primario formado después de la diferenciación del protoxilema.

Micelio. Grupo o masa de hifas que constituyen el cuerpo vegetativo de un hongo.

Micología. Ciencia que trata de los hongos.

Micorriza. Asociación de hongos con las raíces de plantas. Los hongos pueden recubrirse o penetrar en las raicillas.

Micosis. Enfermedad de los tejidos animales producida por hongos.

Micra (símbolo μ). Unidad de medida de longitud equivalente a 0,001 milímetros.

Microconidio. Pequeño conidio producido generalmente en un período diferente o en un esporocarpio diferente del que produce los macroconidios.

Microelemento. Elemento traza; substancia inorgánica esencial a una planta en cantidades extremadamente pequeñas, tal como cobre, molibdeno y cinc.

Microgametofito. Gametofito masculino.

Micrópilo. Pequeño poro o abertura en los tegumentos de un óvulo a través del cual penetra el tubo polínico para alcanzar al gametofito femenino.

Microsoma. Uno de los gránulos o partículas esféricas extremadamente pequeñas que se encuentran en el citoplasma y que se considera que toman parte en la síntesis de las proteínas.

Microspora, célula madre de la. Microsporocito. Célula diploide que mediante la meiosis origina cuatro microsporas.

Microsporangio. Esporangio productor de microsporas.

Microspora. Espora que da lugar al gametofito masculino en las plantas vasculares; en las plantas con semillas, el joven grano de polen.

Microsporocito. Célula madre de las microsporas que mediante la meiosis originará cuatro microsporas.

Microsporofila. Célula especializada portadora de microsporangios.

Milimicra (símbolo, mμ). Unidad de medida, empleada generalmente para la medición de la longitud de onda de las radiaciones. Equivale a 0,001 μ o sea a una millonésima de milímetro.

Mitocondrios (condriosomas). Partículas citoplasmáticas pequeñas, generalmente en forma de bastón, que contienen enzimas respiratorios y coenzimas.

Mitosis. División nuclear, que comprende la aparición y división de los cromosomas y su separación en dos grupos de igual número para formar dos núcleos hijos.

Mixta, yema. Yema que contiene a la vez hojas rudimentarias y rudimentos florales.

Mol. Peso molecular expresado en gramos.

Monadelfos. Referido a los estambres, cuando están unidos por sus filamentos constituyendo un tubo o columna.

Monocotiledónea. Planta cuyo embrión posee un solo cotiledón.

Monoica. Planta con estambres y pistilos en flores separadas del mismo pie; o que posee microsporangios y macrosporangios en la misma planta.

Monosacárido. Azúcar sencillo, que contiene cinco, seis o menos átomos de carbono.

Monopodial (o monopódica), ramificación. Tipo de desarrollo de los tallos con un eje principal que continúa su desarrollo debido a la adición anual de yemas terminales y que origina ramas laterales (compárese con la RAMIFICACIÓN SIMPODIAL).

Monospora. Espora asexual producida en las plantas haploides de algunas algas rojas.

Morfología. Ciencia que trata de la forma y estructura y su desarrollo en los organismos.

Escaneado con CamScanner

Múltiple, fruto. Fruto constituido por los ovarios maduros de una inflorescencia junto con determinadas estructuras accesorias, reunidas conjuntamente formando una sola unidad como la piña americana y la zarzamora.

Musgo. Miembro de la clase de briofitas denominadas musgos.

Mutación. Cambio hereditario súbito en un individuo a consecuencia de un cambio en los genes o en los cromosomas.

Nanándrico. Refiérese a las algas que presentan un tipo de reproducción sexual en el que se forman anteridios sobre filamentos enanos especiales, como en algunas especies de *Oedogonium*.

Nastias. Movimiento de los órganos de simetría bilateral o planos, tales como las hojas y pétalos de las flores, en los que el movimiento es independiente de la dirección en que se aplica el estímulo.

Nicotínico, ácido. Vitamina hidrosoluble del grupo de las vitaminas B.

Nitrificación. Oxidación del amoníaco y de los compuestos amoniacales en nitritos y nitratos, mediante la acción de bacterias nitrificantes del suelo.

Nitrógeno, fijación del. Conversión del nitrógeno gaseoso libre en forma combinada.

Nódulo. Abultamiento de las raíces de ciertas plantas en los que viven ciertas bacterias fijadoras del nitrógeno.

Nomenclatura. Literalmente, lista de nombres; empleo correcto de los nombres científicos en taxonomía.

Nuclear, gel (o cariolinfa; también denominado jugo nuclear). Líquido o parte gelatinosa del núcleo.

Núcleo. Estructura protoplasmática constituida por una membrana externa, el gel nuclear, el retículo nuclear formado por cromatina, y uno o más nucléolos; es el centro principal de actividad de la célula e interviene en la transmisión de los caracteres hereditarios.

Nucléolo. Cuerpo pequeño, generalmente redondeado, que se encuentra en el interior del núcleo.

Núcula. Estructura sexual femenina de *Chara*.

Nudo. Lugar del tallo donde se forman las hojas y las yemas axilares.

Nuez. Fruto seco, indehiscente, generalmente uniseminado, en el que el pericarpio es duro o crustáceo. Procede generalmente de un pistilo compuesto, del que únicamente se desarrolla uno de sus carpelos, y está rodeado generalmente por un involucro. Ejemplo: la nuez del nogal, la avellana.

Oídios. Partes cortas, cilíndricas, de paredes delgadas de las hifas de algunos basidiomicetos, que actúan como unidades reproductivas o como agentes diploizantes.

Ontogenia. Ciclo vital o desarrollo de un organismo individual.

Oogamia (heterogamia). Reproducción sexual con intervención de gametos diferentes o espermatozoides y huevos. El huevo es generalmente inmóvil.

Oogonio. Estructura sexual unicelular femenina de ciertas algas y hongos que contiene uno o más huevos.

Oospora. Espora desarrollada a partir de un cigoto resultante de la fecundación de un huevo por un espermatozoide.

Opérculo. En los musgos, tapadera o cubierta de la cápsula.

Orden. En la clasificación de los vegetales, grupo intermedio entre la clase y la familia, constituido por una agrupación de familias.

Osmófilas, plaquitas. Pequeños cuerpos disciformes o en forma de plaquitas existentes en algunas células.

Osmosis. Fenómeno que determina una diferencia en la intensidad del movimiento (o paso a través de una membrana) de las moléculas del disolvente, desde lados opuestos de una membrana con permeabilidad selectiva que separa dos soluciones de diferente concentración o una disolución del disolvente puro.

Osmótica, presión (de una solución). Presión hidrostática máxima que podría desarrollar dicha disolución si estuviese separada del disolvente puro por una membrana permeable únicamente al disolvente. Una disolución molar de cualquier substancia no electrólito tiene una presión osmótica de 22,4 atmósferas.

Escaneado con CamScanner

Ovalado. Que tiene una sección longitudinal análoga a la de un huevo.

Ovario. Parte basal abultada de un pistilo, que contiene los óvulos y que al madurar origina el fruto.

Óvulo. Semilla inmatura en el ovario que contiene antes de la fecundación el gametofito femenino rodeado por la nucela y los tegumentos. En la madurez el óvulo se convierte en semilla.

Oxidasa. Componente de un grupo de enzimas que producen la oxidación de varias substancias.

Oxigenada, respiración. Respiración que requiere la presencia de oxígeno libre.

Pálea. En las gramíneas, la bráctea superior que subtiende a la flor.

Paleobotánica. Estudio de los vegetales de períodos geológicos pasados.

Palmeada, venación. Tipo de venación en el que la vena principal se ramifica como los dedos de la mano desde el ápice del peciolo.

Palmeadas, hojas. Aquellas cuyos lóbulos irradian a partir de un punto común.

Pampas. Vastas llanuras sin árboles, especialmente en la Argentina.

Panículo. Inflorescencia, parecida a un racimo, en la que los pedicelos están ramificados de manera que producen flores en sus pedicelos propios, siendo la ramificación algo irregular.

Pantoténico, ácido. Vitamina hidrosoluble del complejo vitamínico B.

Papaína. Enzima proteolítico obtenido del jugo del fruto verde del papayo.

Paráfisis. Filamentos estériles que se encuentran en los cuerpos fructíferos de varios hongos y en otros vegetales inferiores.

Paralela, venación. Tipo de venación en el que las venas mayores del limbo foliar parecen aproximadamente paralelas unas a otras.

Parásito. Organismo que obtiene su alimento de otros organismos vivos.

Paráspora. Tipo de espora asexual producida por algunas especies de algas rojas.

Paratónico, movimiento. Movimiento de las partes de las plantas producidos por estímulos externos tales como la gravedad, productos químicos, calor, luz y electricidad.

Parietal, placentación. Tipo de placentación en el que los óvulos están implantados alrededor de la parte externa de la cavidad ovárica.

Partenocarpia. Desarrollo del fruto sin fecundación.

Partenogénesis. Desarrollo de un gameto, para dar origen a un individuo sin fecundación.

Partenosporo (acigosporo). Cuerpo parecido a un cigosporo pero que no se desarrolla a partir de la fusión del contenido de dos células sexualmente diferentes.

Patógeno. Organismo o virus productor de enfermedades.

Patología. Ciencia de las enfermedades, su naturaleza, causas, efectos y tratamiento.

Patrón. Tallo o planta sobre la que se implanta un injerto.

Peciolo. Pedúnculo de la hoja.

Péctico, material. Substancias químicas derivadas de la pectina; substancia gelatinosa que se encuentra en los frutos y en otras partes de las plantas; principal material cementador de las células vegetales.

Pedicelo. Una de las últimas ramificaciones de un pedúnculo común, portador de una sola flor.

Pedúnculo. Tallo de una flor aislada o tallo principal de una inflorescencia. Todo soporte alargado de un órgano.

Pedúnculo, células del. En las coníferas, una de las células formadas por división de la célula generativa.

Penicilina. Antibiótico obtenido del hongo *Penicillum*.

Pentarca. Estela con cinco puntos de protoxilema.

Pentosa. Azúcar de cinco carbonos.

Pepónide. Baya con una piel coriácea inseparable, como la calabaza.

Pepsina. Enzima proteolítico.

Péptido. Combinación de aminoácidos en la que el grupo amina de uno está unido al grupo carboxílico de otro.

Peptona. Producto inicial, hidrosoluble de la digestión de las proteínas, incoagulable por el calor e incapaz de precipitar con

Escaneado con CamScanner

una disolución saturada de sulfato de amoníaco.

Perenne. Planta que sigue viviendo de año en año; la que vive más de dos años.

Perfecta, flor. Flor que tiene estambres y pistilos.

Perfecto, estadio (de los ascomicetos y basidiomicetos). Estadio en que se producen los órganos en que tiene lugar la meiosis; es decir, el estadio que produce las ascas y los basidios.

Periantio. Envoltura externa de una flor, o sea, el cáliz y la corola conjuntamente.

Pericarpio. Pared del ovario maduro o fruto; en las algas rojas, la cubierta externa, en forma de urna, del cistocarpio.

Periciclo. Tejido de las raíces y tallos, situado entre la endodermis y el floema, y que en las primeras origina las raíces secundarias y el felógeno.

Peridermo. Tejido constituido por corcho (felema), cambium suberoso (felógeno) y felodermo.

Peridio. Cubierta exterior de los esporangios o esporóforos de muchos hongos.

Perigina. Condición en las flores en las que las bases de los pétalos, estambres y sépalos están fusionadas, formando un tubo floral que rodea los ovarios libres de los pistilos.

Perisperma. Tejido nutritivo de la semilla derivado de la nucela.

Peristoma. Anillo de dientes que rodean la abertura de una cápsula de musgo.

Peritecio. Ascocarpio esférico, ovalado o en forma de botella, provisto generalmente de una pequeña abertura.

Permanente, porcentaje de marchitez (coeficiente de marchitez). Porcentaje de agua que permanece en un suelo en el que las plantas se marchitan permanentemente.

Permeable, membrana. La que permite el paso a su través tanto de los disolventes como de los solutos.

Peroxidasa. Enzima que interviene en la transferencia del oxígeno de los peróxidos a las substancias que deben ser oxidadas.

Pétalo. Nombre aplicado a los elementos que constituyen la corola.

Pétrea, célula. Célula esclerenquimática, más o menos isodiamétrica, con membranas gruesas muy duras.

Pétreo, fruto. Drupa, como la cereza o la ciruela.

Picnidio. Cavidad de forma variada común en algunos hongos imperfectos, portadora de las picnidiosporas, más frecuentemente conocidas por conidios (no debe confundirse con el picnio).

Picnio. Órgano globuloso o en forma de botella, propio de las royas, que contiene las picniosporas.

Picniospora. Espora producida en un picnio; en las royas, célula espermática tanto de una cepa positiva como de otra negativa; una espermatia.

Pie. En los helechos, musgos y hepáticas, parte basal del joven esporofito que lo sujeta al gametofito.

Píleo. Cuerpo fructificante en forma de sombrerillo de un hongo.

Pinado. Literalmente, en forma de pluma; que presenta partes dispuestas a lo largo de los dos lados de un eje.

Pinado-compuestas, hojas. Las que presentan un eje central, el raquis, en el que se implantan los folíolos.

Pinatífidos. Cortados como plumas, referido a los márgenes foliares.

Pinatinervias (o penninervias). Que presentan una vena central principal a partir de la cual se ramifican todas las restantes.

Pirenoides. Cuerpos pequeños, redondeados, granulares que se encuentran dentro de los cloroplastos de ciertas algas y hepáticas, relacionados con la formación del almidón.

Piridoxina. Vitamina B_6.

Pistilada, flor. Flor portadora de pistilos pero carente de estambres.

Pistilo. Una de las partes principales de la flor formada generalmente por estigma, estilo y ovario.

Pivotante. Raíz primaria que crece verticalmente hacia abajo, originando pequeñas raíces laterales.

Pixide o pixidio. Cápsula con dehiscencia circuncisil.

Placenta. Tejido ovárico al que se hallan adheridos los óvulos.

Escaneado con CamScanner

Placentación. Disposición de las placentas y de los óvulos en el ovario.

Placentación central libre. Tipo de placentación en el que todos los óvulos permanecen sujetos a un eje central libre de la pared del ovario.

Plántula. Planta joven desarrollada a partir de una semilla germinada.

Plasmática, membrana. Ectoplasto. Citoplasma periférico de un protoplasto, contiguo a la membrana celular.

Plasmodesmo. Conexión protoplasmática con muchos núcleos libres; cuerpo vegetativo de los mixomicetos.

Plasmólisis. Retracción del citoplasma de la membrana celular a consecuencia de la pérdida de agua.

Plastidio. Una de las estructuras importantes que se encuentran en el citoplasma de muchas células vegetales, asociada con funciones fisiológicas determinadas.

Plegado. Literalmente, plegado como un abanico; tipo de vernación que se encuentra en las hojas de venación palmeada.

Plúmula. Yema primaria de un embrión.

Plurilocular, esporangio. Esporangio plurilocular o pluricelular de algunas algas pardas.

Polen (granos de polen). Microsporas parcialmente germinadas o que están produciendo gametofitos masculinos, expulsadas del órgano estaminado de las plantas con semilla.

Poliadelfos. Estambres unidos por sus filamentos en diversos haces.

Polínico, saco. Microsporangio de las plantas con semillas.

Polínico, tubo. Tubo formado por el grano de polen, que crece a través del estigma, estilo, ovario y micrópilo hacia el gametofito femenino.

Polinización. Paso del polen desde la antera al estigma o desde un cono estaminado a otro ovulado.

Polipéptido. Compuesto integrado por tres o más aminoácidos, con el grupo amina de uno unido al grupo carboxílico de otro.

Polipétalo. Con pétalos separados.

Poliploide. Que posee más de dos dotaciones de cromosomas completas en sus células.

Poliporáceo. Hongo perteneciente a un grupo de basidiomicetos cuyos basidios tapizan numerosos tubos o poros del basidiocarpio.

Polisacárido. Hidrato de carbono compuesto por muchas moléculas de monosacárido.

Polisépalo. Que tiene sépalos separados (no unidos).

Polisporas. Esporas asexuales de las algas rojas, de las que se forman muchas en cada esporangio.

Pomo. Fruto simple, carnoso, accesorio, en el que la porción externa se desarrolla a partir del tubo floral que rodea al ovario, como en las manzanas y en las peras.

Poricida. Cápsula que se abre por medio de poros.

Poroso-anillada, madera. Madera en la que los vasos de una parte de un anillo anual son de mayor diámetro que los de la otra parte del anillo, lo que les da el aspecto de anillos de poros.

Potómetro. Instrumento para la medida de la pérdida de agua por transpiración.

Primaria, raíz. Raíz principal que se desarrolla directamente a partir del embrión.

Primario, meristemo. Meristemo del ápice del tallo o de la raíz, que da lugar a los tejidos primarios.

Primavera, leño de. Parte de un anillo anual formada a comienzos de la estación vegetativa.

Primordio. Rudimento de un órgano vegetal en los comienzos de su desarrollo.

Procambium. Meristemo primario que origina los tejidos primarios vascular y cambial.

Procarpio. Órgano reproductor femenino del gametofito en algunas algas rojas.

Proembrión. Grupo de células desarrolladas a partir de la división de un cigoto antes de que se haya diferenciado el embrión propiamente dicho.

Profase. Fase inicial de la mitosis en la que los cromosomas se hacen visibles antes de su emigración al centro de la célula.

Promeristemo (meristemo primordial). Meristemo apical de tallos y raíces.

Propágulo. Estructura vegetativa asexual, formada en un talo, como en las hepáticas, capaz de desarrollar una nueva planta.

Escaneado con CamScanner

Prostético, grupo. Substancia adicional necesaria para la acción de ciertos enzimas, especialmente los encimas oxidativos.

Prótalo. Gametofito de los helechos; a veces se usa esta palabra para designar las primeras fases del desarrollo de cualquier gametofito.

Proteasa. Todo enzima capaz de hidrolizar una proteína o los productos de su hidrólisis como son las proteosas, peptonas y polipéptidos.

Proteínas. Constituyentes orgánicos complejos de todas las células vivas, compuestas por carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno y, generalmente, azufre y fósforo. Están constituidas por cadenas de aminoácidos y pueden tener combinadas otras substancias complejas.

Proteosa. Producto inicial, hidrosoluble, de la digestión de las proteínas, incoagulable por el calor y capaz de precipitar con una disolución saturada de sulfato amónico.

Protodermo. Meristemo primario que da lugar a la epidermis y en algunos casos a células subepidérmicas.

Protofloema. Primer floema primario desarrollado a partir del procambium.

Protonema. Formación filamentosa parecida a un alga que constituye el desarrollo inicial de los gametofitos de los musgos.

Protoplasma. Substancia viva constituyente de las células.

Protoplasto. Unidad orgánica viviente de una célula simple.

Protostela. Estela con un núcleo sólido central de xilema, rodeado por el floema.

Protoxilema. Primer xilema primario desarrollado a partir del procambium en el que el alargamiento y diferenciación celulares se superponen frecuentemente.

Pseudópodo. En los mixomicetos, prolongación del plasmodio mediante la cual el vegetal se traslada de un sitio a otro.

Psilópsidas. Subdivisión de las traqueofitas, constituida por plantas vasculares primitivas.

Pteridofita. Miembro de las pteridofitas (criptógamas vasculares).

Pterópsidas. Subdivisión de las traqueofitas que comprende los helechos y las plantas con semillas.

Púa. Rama corta espinosa.

Punteado, vaso. Vaso con puntuaciones en sus membranas laterales.

Puntuación. Lugar adelgazado en una membrana celular.

Putrefacción. Descomposición anaeróbica de substancias orgánicas, particularmente proteínas, llevada a cabo por bacterias y otros microorganismos.

Quimiosíntesis. Proceso en virtud del cual una fuente de energía química distinta de la luz, es utilizada por determinadas bacterias, como las hidrogenobacterias y bacterias nitrificantes, para sintetizar hidratos de carbono partiendo del CO_2 y del agua.

Quitina. Substancia dura que constituye el exosqueleto de los insectos, pero que también se halla en algunos hongos en relación con la celulosa.

Racimo. Tipo de inflorescencia en el que las flores se originan sobre un eje alargado sobre pedicelos de longitudes más o menos iguales.

Radial, simetría (actinomórfica). Tipo de simetría floral en el que la flor puede cortarse en dos mitades por cualquier plano que pase por el centro, obteniéndose dos partes similares, como en el tulipán.

Radical, presión. Presión desarrollada en la raíz debido a fuerzas osmóticas, que determina la exudación de un tocón de un tallo cortado.

Radicales, pelos. Finos apéndices de las células epidérmicas de las raíces jóvenes que determinan la absorción del agua y de substancias minerales.

Radícula. Parte del embrión que dará lugar a la raíz primaria.

Rafe. En las semillas en que el funículo está doblado de manera que el micrópilo queda situado cerca del hilo, reborde a lo largo de la testa formado por la fusión del pedúnculo de la semilla con la testa; en las diatomeas, línea media o costilla de una valva.

Ráfides. Cristales afilados en forma de agujas que se encuentran en las células.

Rafinosa. Trisacárido que se encuentra en la

Escaneado con CamScanner

cebada, semillas de algodonero, raíces de remolacha y otras partes vegetales.

Raíz. Órgano importante de toda planta vascular. Carece de hojas y órganos reproductores pero está provista de un punto de crecimiento y funciona como órgano absorbente del agua y de las substancias inorgánicas, como almacén de alimento y como medio de soporte.

Raquila. Eje corto de una espiguilla.

Raquis. En las hojas compuestas, extensión del pecíolo de la que parten los folíolos; en algunas inflorescencias, eje principal del que parten los pedicelos.

Receptáculo. Ápice de un pedicelo o pedúnculo en el que se implantan las partes florales.

Recesivo, carácter. Miembro de una pareja de caracteres opuestos que al estar ambos presentes queda enmascarado por el carácter dominante.

Reclinado (inflexo). Tipo de vernación en el que la parte superior de la hoja está doblada hacia abajo, como en el tulípero.

Renina. Enzima proteolítico.

Respiración. Oxidación biológica de materiales que determina liberación de energía; todos los cambios catabólicos que producen liberación de energía y todo intercambio gaseoso que los acompaña.

Retículo. Estructura en forma de red.

Revoluta. Tipo de vernación en el que ambos bordes foliares están enrollados longitudinalmente en la cara inferior hacia la vena media.

Riboflavina. Vitamina B_2 o vitamina hidrosoluble del crecimiento.

Rizóforo. En los musgos mazudos, rama desprovista de hojas que origina a las raíces cuando entra en contacto con el suelo.

Rizoides. Filamentos semejantes a raíces, de algunos hongos, hepáticas y helechos que sujetan el gametofito al substrato y absorben agua y substancias minerales.

Rizoma. Tallo subterráneo horizontal.

Rizomorfo. Formación semejante a la raíz; en los hongos, cordón ramificado de hifas micélicas.

Roya. Hongo parásito del grupo de los uredinales que produce manchas sobre las hojas, tallos y otros órganos de los vegetales superiores; también se da este nombre a las enfermedades producidas por estos hongos.

Sabana. Pradera tropical o subtropical con árboles esparcidos y sotobosque xerofítico.

Sacarasa (sucrasa o invertasa). Enzima que determina la hidrólisis de la sacarosa en glucosa y fructosa.

Sacarosa ($C_{11}H_{22}O_{11}$). Disacárido constituido por una molécula de glucosa y otra de fructosa; azúcar de caña.

Sámara. Fruto simple, indehiscente, seco y alado, generalmente con una sola semilla.

Saprobio. Organismo (vegetal o animal) que obtiene su alimento a partir de la substancia orgánica muerta o en descomposición.

Saprófito. Vegetal que obtiene su alimento de la substancia orgánica muerta o en descomposición.

Secundaria, raíz. Rama de una raíz primaria.

Secundario, meristemo. Meristemo desarrollado a partir de un tejido ya diferenciado.

Secundarios, tejidos. Tejidos desarrollados a partir de cambiums o tejidos ya diferenciados.

Segregación de los genes. Separación de los genes alélicos durante la meiosis.

Semilla. Ovario maduro constituido por un embrión y el tejido nutritivo rodeado por las cubiertas seminales.

Semipermeable, membrana. La que permite el paso del disolvente al tiempo que impide el de muchas substancias disueltas.

Sencilla, hoja. Aquella cuyo limbo no está dividido en folíolos.

Sencilla, puntuación. La que no está rebordeada.

Seno. En las desmidias, entrante entre las hemicélulas.

Sépalo. Una de las partes o elementos constitutivos del cáliz.

Septicida. Cápsula cuya dehiscencia se realiza mediante la división entre los tabiques y entre los lóculos, dividiendo a la cápsula en los carpelos que la componen.

Septífraga. Tipo de dehiscencia en las cápsulas mediante el cual las valvas (secciones longitudinales) se separan de los tabiques, quedando éstos adheridos al eje del fruto.

Escaneado con CamScanner

Serrado. Con dientes afilados dirigidos hacia delante.

Sésil. Carente de pecíolo, como en algunas hojas, o de pedicelo como en algunas flores y frutos.

Seta. Pestaña, en los musgos y hepáticas, el tallito que soporta la cápsula.

Sexo, linkage al. Presencia en los cromosomas sexuales de genes que determinan caracteres distintos de los sexuales; o la asociación de determinadas características con uno u otro sexo.

Sexual, reproducción. Reproducción que precisa de la meiosis y de la fecundación para completar un ciclo vital.

Sexuales, cromosomas. Cromosomas que determinan el sexo; cromosomas X e Y.

Siconio. Fruto múltiple, cuyo tipo es el higo; en el que la parte superior del pedúnculo se hace carnosa y envuelve por completo a los frutos.

Sifonostela. Estela con la medula central.

Silicua. Cápsula alargada biloculada de la familia de la mostaza (crucíferas).

Silícula. Silicua corta y ancha.

Simbiosis. Asociación de dos o más clases de organismos en la que ambos resultan beneficiados.

Simpétalas. Metaclamídeas. Subdivisión de las dicotiledóneas constituida por plantas, los pétalos de cuyas flores están unidos en una corola gamopétala.

Simpetalia. Gamopetalia. Coalescencia de los pétalos.

Simple, fruto. El desarrollado a partir de un pistilo único (simple o compuesto).

Simple, pistilo. El formado por un solo carpelo.

Simpódica, ramificación. Tipo de ramificación producido por la muerte de las partes terminales de la rama o del tallo, corriendo a cargo el nuevo crecimiento del desarrollo de yemas laterales y originando una serie de ramas cortas, cada una de ellas sujeta a la que le precede inmediatamente, formando una línea irregular o quebrada, como en *Catalpa*.

Sinapsis. Apareamiento de los cromosomas homólogos en la meiosis.

Sinérgidas. Los dos núcleos situados junto al huevo en el gametofito femenino, junto al extremo micropilar del óvulo.

Singamia. Fecundación o unión de gametos.

Singenesia. Unión de las anteras.

Sinsepalia. Gamosepalia. Unión de los sépalos.

Solución del suelo. Agua del suelo con substancias disueltas.

Somatogamia. En los hongos, fusión de un micelio positivo con otro negativo.

Soredio. En los líquenes, cuerpo reproductor especializado constituido por células del alga rodeadas por hifas del hongo.

Soro. En los helechos, grupo de esporangios; en los hongos, acúmulo de esporas o masa de esporas en vías de expulsión como en las royas y tizones.

Spirillum. Género de bacterias constituido por formas largas, rígidamente espiraladas o con forma de bastón curvado.

Subarquesporial, cojinete. Masa de células estériles que se encuentran en la base de la porción capsular del esporangio de *Lycopodium*.

Suberina. Substancia parecida a las ceras que se encuentra en las membranas de las células suberificadas.

Succión, fuerza de (déficit de presión de difusión). Término que se aplica a la fuerza neta que determina la penetración del agua en una célula: poder absorbente del agua por parte de una célula.

Sucesión (véase VEGETAL, SUCESIÓN).

Sucrasa (véase SACARASA).

Suculenta. Planta con tejidos acuosos o jugosos.

Suelo, capacidad del. Estado del suelo en relación con su contenido acuoso, después de que toda el agua gravitacional o libre ha sido drenada.

Súpero, ovario. Ovario situado por encima del cáliz y de la corola.

Susceptible. Planta u organismo sujeto a una enfermedad determinada, originada por un complejo causal determinado.

Suspensor. Célula o grupo de células que se desarrolla a partir de un cigoto en las plantas superiores que sujeta el embrión al saco embrionario; en los Mucorales, célula que soporta a la célula conjugante.

Sutura. Línea de unión de partes contiguas,

Escaneado con CamScanner

como en las cápsulas de las plantas con semillas.

2,4,5-T. Abreviación del ácido 2,4,5-triclorofenoxiacético, substancia del crecimiento muy utilizada como herbicida para destruir especies leñosas.

Talo. Cuerpo vegetal, relativamente sencillo, sin verdaderas raíces, tallos y hojas.

Talofita. Término aplicado antiguamene a una división principal del reino vegetal, constituida por bacterias, mixomicetos, algas y hongos.

Tallo. Eje ascendente, generalmente ramificado, de un vegetal, constituido por nudos y entrenudos, por lo general con hojas y yemas en los nudos.

Tanino. Substancia orgánica amarga y astringente, que se encuentra en la corteza, y en otras partes de algunas plantas.

Tapete. Tejido nutritivo de un esporangio, especialmente de las anteras.

Taxias. Movimientos paratónicos de organismos móviles o de partes móviles de las plantas, como las zoosporas, en respuesta a estímulos unilaterales.

Taxonomía. Ciencia que trata de la descripción y clasificación de los organismos.

Tegumento. Cubierta externa de un óvulo que se convierte en la cubierta seminal.

Tejido. Grupo de células que realizan una función especial; los tejidos sencillos están constituidos por células semejantes y los complejos por diferentes clases de células.

Telio. Soro en el que se forman las teliosporas.

Teliospora. Espora, generalmente de reposo, característica de los heterobasidiomicetos, en la que se realiza la fusión de los núcleos y la meiosis, y a partir de la cual se desarrolla un basidio.

Telofase. Estadio final de la mitosis durante el cual se constituyen los núcleos hijos.

Termotropismo. Movimiento de crecimiento en respuesta al estímulo de la temperatura.

Testa. Cubierta seminal externa.

Tétrada. Grupo de cuatro, generalmente referido a las cuatro meiosporas originadas en la meiosis.

Tetraploide. Con cuatro lotes de cromosomas en cada núcleo, es decir, cuatro veces el número haploide.

Tetrarca. Estela con cuatro puntos de protoxilema.

Tetraspora. Una de las cuatro esporas de la tétrada; esporas inmóviles de las algas rojas producidas en grupos de a cuatro.

Tetrasporofito. Planta portadora de tetrasporas, como en *Polysiphonia*.

Tiamina. Vitamina B_1, hidrosoluble, también denominada antineurítica y antiberibérica.

Tílide. Penetración de una célula en la cavidad de otra; más específicamente, intrusión de una célula parenquimática dentro de la cavidad de un vaso leñoso o traqueida.

Tirosinasa. Enzima oxidante del tipo de la cuproxidasa, que ataca al aminoácido tirosina.

α-tocoferol. Vitamina E, la vitamina liposoluble antiesterilidad.

Tonoplasto. Membrana citoplásmica que rodea a una vacuola.

Toro. Engrosamiento de la membrana de cierre en las puntuaciones areoladas.

Toxina. Secreción venenosa de un vegetal o animal.

TPN. Abreviatura de trifosfonucleótido (véase).

Tráquea. Un tipo de vaso.

Translocación. Transferencia o movimiento de los alimentos y otros productos del metabolismo.

Transpiración. Expulsión de vapor de agua por las plantas vivas.

Traqueida. Célula alargada, de paredes gruesas del xilema, con extremos afilados y que funciona en la conducción del agua y como elemento de sostén.

Traqueofitas. Una de las divisiones principales del reino vegetal, a la que pertenecen todas las plantas vasculares.

Traza, elemento (microelemento). Aquel que es esencial para las plantas en cantidades extraordinariamente débiles.

Triarca. Estela constituida por tres puntos de protoxilema.

Tricógino. Filamento receptor o tubo del gametangio femenino de ciertas algas y hongos.

Trifosfonucleótido (TPN). Coenzima derivado del ácido nicotínico (vitamina) y que

Escaneado con CamScanner

funciona en las reacciones de deshidrogenación.

Triploide. Con tres lotes cromosómicos en cada núcleo, es decir, tres veces el número haploide.

Tripsina. Enzima proteolítico.

Tropismo. Movimiento de curvatura o inclinación de un órgano con simetría radial en respuesta a un estímulo, determinado por el crecimiento más intenso en uno de los lados.

Tubérculo. Tallo subterráneo, corto, grueso y carnoso.

Tubo, núcleo del. Uno de los núcleos del grano de polen que se cree que influye en el crecimiento y desarrollo del tubo polínico.

Tundra. Llanuras sin árboles de las regiones árticas.

Turgencia. Distensión de una célula viva resultante de su contenido fluido.

Turgencia, presión de. Presión hidrostática interna ejercida por el contenido celular sobre la membrana celular.

Umbela. Inflorescencia en la cual los pedicelos surgen todos a partir de un punto común en el ápice del pedúnculo, como en la cebolla.

Unilocular, esporangio. Esporangio unicelular de *Ectocarpus,* en el que se realiza la meiosis.

Ureasa. Enzima que hidroliza la urea en amoníaco y CO_2.

Uredinio. Soro que contiene uredinosporas.

Uredinospora. Esporas rojas, unicelulares de verano de las royas.

Vacuna. Suspensión de bacterias u otros gérmenes patógenos, muertos o debilitados, que pueden inyectarse a un organismo para inmunizarlo frente a la misma especie o clase del germen patógeno o frente a sus toxinas.

Vacuola. Cavidad o vesícula en el protoplasma de una célula, que contiene una solución acuosa de varias substancias, denominada jugo celular.

Valva. Uno de los trozos en que se abre una cápsula; en las diatomeas, cada una de las mitades de la membrana silícea.

Vascular. Relativo al tejido encargado de la conducción de fluidos.

Vascular, cambium. Cambium que origina al xilema y floema secundario.

Vascular, haz. Cordón de tejido conductor y de sostén constituido por xilema primario, floema primario y frecuentemente cambium, a veces rodeado por una vaina de parénquima o esclerénquima.

Vascular, tejido. Tejido que realiza la conducción y fortalecimiento, principalmente xilema y floema.

Vaso. Tubo de xilema o conducto para la conducción del agua y substancias inorgánicas.

Vaso, segmento de. Célula individual o unidad constitutiva del vaso.

Vegetal, alimento. Substancia orgánica (hidrato de carbono, grasa o proteína) que proporciona energía o material de construcción al protoplasma.

Vegetal, patología. Ciencia que trata de las enfermedades vegetales, de su naturaleza, causas, efectos y tratamiento.

Vegetal, sucesión. Substitución de una comunidad de vegetales por otra al cambiar las condiciones ambientales.

Velamen. Vaina apergaminada o capa de células aeríferas en las raíces de algunas orquídeas y aráceas epífitas tropicales.

Velo. Estructura que se encuentra en el cuerpo fructificante de muchos agáricos constituido por una fina membrana que cubre las laminillas en la cara inferior del sombrerillo y que se rompe al ensancharse el esporóforo, permaneciendo parte de la misma sobre el tallo constituyendo el anillo. En algunos casos todo el esporóforo está recubierto por el velo en sus primeras fases, el cual se rompe al crecer el esporóforo, permaneciendo el velo en la base del tallo como una copa o volva.

Vena. Uno de los haces vasculares que forman el armazón de tejido fibroso de la hoja.

Venación. Disposición de las venas en el tejido del limbo foliar.

Verano, leño de. Parte de un anillo anual formada durante la última parte de la estación vegetativa.

Vernación. Disposición de las hojas dentro de una yema.

Versátil, antera. Antera sujeta al filamento

Escaneado con CamScanner

en la mitad o cerca de la mitad de la antera, de manera que puede oscilar libremente.

Verticilada. Disposición de las hojas en la que tres o más de éstas se encuentran en cada nudo; refiérese también a las flores y a otros órganos que tienen distintas partes dispuestas en círculo al mismo nivel.

Verticilo. Círculo de partes florales o de hojas.

Viabilidad. Capacidad para vivir y crecer; aplícase a las semillas y a las esporas.

Vientre. Porción basal ensanchada del arquegonio dentro de la cual se desarrolla la célula huevo.

Vilano. Plumero de pelos sobre los aquenios y otros frutos; el limbo del cáliz de las flores de las compuestas.

Virus. Germen patógeno ultramicroscópico capaz de atravesar los filtros bacterianos, que se reproduce únicamente en tejidos vivos. Todos los virus aislados hasta ahora han resultado ser proteínas.

Vitamina. Una cualquiera de las substancias orgánicas que se presentan naturalmente en los vegetales y cuya presencia en pequeñas cantidades es necesaria para la actividad metabólica y el crecimiento de vegetales y animales.

Vivaz. Perenne. Planta que no pierde sus hojas al término de la estación vegetativa.

Volva. Órgano en forma de copa que se encuentra en la base de los esporóforos de algunos hongos carnosos, que originariamente recubría todo el esporóforo como un velo general.

Xantofila. Pigmento amarillo carotenoide de los plastidios.

Xenófila. Planta que vive en un habitat seco; planta resistente a la sequía.

Xerarca, sucesión. Sucesión vegetal que se origina en un lugar seco.

Xilema. Tejido vascular complejo de las plantas consistente de compuestos tales como vasos, traqueidas, fibras leñosas, parénquimas, células radiales y madera.

Yema. Brote o tallo sin alargar; pequeña protuberancia lateral en algunas hojas y raíces que contiene rudimentos de hojas o partes florales, o de ambas cosas.

Yema, escama de la. Hoja especializada que recubre a una yema.

Zarzillo. Órgano filamentoso que se arrolla en espiral y que sirve para la sujeción de la planta a un cuerpo o superficie de apoyo.

Zeaxantol. Zeaxantina. Principal pigmento amarillo carotenoide del maíz.

Zimasa. Complejo enzimático que produce la fermentación alcohólica del azúcar.

Zoospora. Espora móvil.

Zoosporangio. Esporangio portador de zoosporas.

Escaneado con CamScanner

Escaneado con CamScanner

Índice alfabético

A

Abedul, frutos alados, 344, **345**
Abeto, 651
— de Douglas, **18**, 651
— del Canadá, **651**
— — — ramificación fluente, 197
— — — semillas, 345
Abiertos, haces, definición, 233
Abies, 651
Abonos comerciales, 184, 185
Abscisión de las hojas, 86-88
— — — — coloración otoñal, 61
— capa de, 86, **87**
Absorción de substancias inorgánicas por parte de las raíces, factores que afectan a la, 182-184
— — — — — — — — — plantas vasculares, 177
— del agua y de las substancias inorgánicas, 165-188
— — — — — — — — — por los vegetales inferiores, 173
— — — — — — — — — principios fundamentales, 166-171
— — — por los plantas vasculares, 174
— — — — los pelos radicales, 175
— energía por parte de las hojas, 92, 118
— y transporte por las raíces, 160
Accesorias, partes florales, 293
— yemas, 192, **193**
Accesorio, fruto, 322, **330**, **332**, **333**
Acebo inglés, raíces, 256, **257**
Aceites, digestión, 372, 373
— fijos, 112
— — síntesis, 126-128
— volátiles, 111
Acer saccharinum, secciones de la madera, **219**
Acérvulo, Ascomicetos, **532**
Acetabularia, **461**, 462
Acetil-coenzima A, 366
Acetobacter, 496
Ácidos grasos, 112, 372, 373
Acinetos, 439
Acompañantes, células, 49, **50**
Acorus calamus, 226, **228**
— — desarrollo de los pelos radicales, 143
Acreción, crecimiento por, 251
Actinomicetos, **500**, 501
Actinomórfica, flor, 297
Actinomyces bovis, 501
Actinostela, **155**, 229, **230**
Activas, yemas, 191
Achicoria, familia de la (Cichoriaceae), vasos laticíferos, 208
Achlya, **521**
Achyranthes, 54, **60**
Adenosin-difosfórico (ADP), 365
— monofosfórico (AMP), 365
— trifosfórico (ATP), 365
— — en fotosíntesis, 120
Adiantum, estela, 624
Adiantum pedatum, pínula, **626**
Adnación, partes florales, 299, 301, **303**
ADP, adenosin difosfórico, 365
Adventicias, raíces, 137, 138, **358**
— yemas, **103**, 192
Aéreas, raíces, **135**, **162**
Aeróbica, respiración, 377, 386-388
Agalla de corona, **495**, 497
Agar-agar, 484
Agaricaceae, **555**, **560**
Agárico de las moscas, **559**
— ostra, **559**
Agaricus campestris, **555**, **558**, 560
Agathis, hojas, **650**, 651
Agave, 670
Agave americana, savia exudada por la pita, 236

Escaneado con CamScanner

Aglucón, 59
Agracejo, hojas, **102**, 103
Agregados. frutos, 324, **332**, **333**
Agropyron repens, tallos subterráneos, **240**
Agua, absorción por las plantas vasculares, 174
— — — los vegetales inferiores, 173
— almacenamiento en las raíces, 161
— conducción en los tallos, 234
— en el suelo, estado, 174
— — — — capilar, 175
— — — — gravitacional, 175
— — — — humedad higroscópica, 175
— exigencia de las plantas, 99
— factor en la dispersión de frutas y semillas, 344
— hojas flotantes, **76**
— importancia, 165
— ligada, 166
— suministro, efecto en la fotosíntesis, 123
— — — sobre la respiración, 381
— — — — — — germinación de las semillas, 351, 352
— transferencia al xilema en las raíces, 177
Aguileña, fruto, **323**, 326
Ahilamiento, **268**, 270
Ailantos, frutos alados, 344, **345**
Alanina, 113
Albugo, **527**, **528**
Albura, **217**, 218
Alcohólica, deshidrogenasa, 380, 386
Aldabillas, **545**, 554
Aldehido, acético, 386
— glicérico-3-fosfórico, fotosíntesis, 121
Aldolasa, 386
Alelos, 400
Alerce, 651
Aleurona, granos, 113, 340, 343
— maíz, 343
Algas, 435-490
— caracteres generales, 17, 435-437
— clasificación, 437
— marinas, **461**, 462
— pardo oscuro, 470, 471, **472-478**, 479
— reproducción, 436, 437
— rojas, 483, 484, **485-489**, 490
— verdeazuladas, 479, **480**, **481**, 482, 843
— verdes, 438, 439, **440-463**
— — clasificación, 422
Algodonero (*Gossypium herbaceum*), **20**
— semillas, **337**
Algología, 14
Alimentos, conducción, 239
— definición, 108
— grasas y aceites, 111, 340
— hidratos de carbono, 108-111, 340
— proteínas, 112, 340
Alimentos, raíces almacenadoras, 161
Alisma plantago, letargo de las semillas, 349
Almacenamiento de las raíces, 160
— — — semillas, 339
Almidón, 109
— digestión, 369-371
— florídeo, 484
— formación en las hojas, 121
— granos, **369**
— pasta, preparación, 371
Alsophila australis, **620**
Alternancia de generaciones, **432**, 433, 434
— teoría antitética, 434
— — homóloga, 434
Amanita caesaria, **556**
Amanita muscaria, **15**, **559**
Amapola, cápsula de, **324-325**, 326
Amaranthus retroflexus, letargo de las semillas, 350
Amarillo, pigmento de las hojas, 58, **60**
Ambrosía, 137, **138**
Amentiferae, caracteres florales, 304
Amento, 306, **307**
Amidasas, 374
α-Amilasa, 370, 371
β-Amilasa, 370, 371
Amilasas, 363, 370
α-Amilodextrina 371
Amilofosfatasa, 370
Amilopectina, 369
Amiloplastos, 39
Amilosa, 369
Aminoácidos, propiedades generales, 112
— síntesis, 129
p-Aminobenzoico, ácido, 262
Aminopeptidasas, 374
Amitosis, 154
Amonización, 179
AMP, adenosin monofosfórico, 365
Ampelopsis tricuspidata, **243**, 244
Amphicarpa monoica, **519**
Anabaena, **480**, 482
Anacharis, desarrollo de los pelos radicales, 143
Anaeróbica, respiración, 377, 382-386
Anafase, **150**, 152, **153**
Anatomía, *Equisetum*, 613, **615**
— Gnetales, 665
— helechos, **231**, 621, **624**, **625**, 626
— hojas, dicotiledóneas, 76, **77-81**, 82
— — monocotiledóneas, **83**, 84
— *Lycopodium*, 603, **604**
— raíces, **145**, 154, **155-158**, 159
— — *Botrychium*, **619**
— *Selaginella*, **606-608**
— tallos, **200-233**

Escaneado con CamScanner

Anatomía, tallos, dicotiledóneas, **200-221**
— — gimnospermas, 222, **223-225**
— — monocotiledóneas, 223, 226, **227-229**
Andarín, helecho, 103, 623, **624**
Andreaeales, 425, 582
Androceo, definición, 292
Androspora de *Oedogonium*, 452
Aneura, **578**
Anfibasal, haz, **228**, **233**
Anfifloemática, sifonostela, 229, **230**, **231**
Anfitecio, cápsula del musgo, **592**, 593
Angiospermas, anatomía (*véase* Anatomía)
— caracteres generales, 19, **635**, 668-671
— carpelos, 669
— clasificación, 669-671
— comparación del esporofito y el gametofito, 671
— flores, 291-320, 671-673 (*véase también* Flores)
— gametofitos, **312**, 313-315, **316**, 317, **673**, 674
— embrión, **316**, 317, **674**
— óvulos, 295, **297**, 311-315, 672, 673
— proembrión, **674**, **675**
— semillas, 336-359
— sinérgidas, **671-673**
— singamia, 676, 677
Anhídrido carbónico, concentración, efecto sobre la fotosíntesis, 122
— — efecto sobre la respiración, 381
— — en la atmósfera, 116
— — liberado por las raíces, 181
— — papel de la fotosíntesis, 116, 117
— — producción de la respiración, 388
Anillados, vasos, 48, **49**
Anillo, cápsula del musgo, 591
— esporangio de helecho, **628**
— laminillas de los hongos, **555**, 556
Anillos anuales, 215, **217**, **223**
Animales, determinación del sexo, 415, 416
— dispersión de las semillas y frutos, 346
Anís (*Pimpinella anisum*), semillas, **337**
Anisogamia, 439
Annulus, cápsula del musgo, 591
— esporangio de helecho, **628**
— laminillas de los hongos, 555, **556**
Antagonismo de los iones, 184
Antera, 292, 294, **295**
— estructura, 294
— versátil, 292, 294
Anteridios, briofitas, 565
— Oedogoniales, 450
Anthoceros, estructuras esporofíticas, **579-581**
— gametofito, 579
— habitat, 579
— pirenoides, 579
Anthoceros, reproducción, **579-581**
— talos, 579
Antibióticos, **513**
Antípodas, **312**, **313**, **316**, **673**
Antitética, teoría, 434
Antocerotas, 565, **579-581**
Antocianidinas, 59
Antocianinas, 59, **60**
— extracción y propiedades, 59
— factores que afectan la formación de, 60
— funciones, 60
Anuales, definición, 198
Anulares, vasos, 48, **49**
Apical, célula, **35**, 249
— — *Equisetum*, **615**
— — *Selaginella*, 607, **610**
— meristemo, **67**, 249
— — raíces, **145**, **146**, 249
— — tallos, **67**, **200**, 249
Apio (*Apium graveolens*), semillas, **337**
Aplanosporas, 439
Apoenzima, 364
Apófisis, cápsula del musgo, 591
Apotecios, 533
— líquen, **541**
— *Peziza*, **539**
Aquenio, **326**, **327**, 328
Aquenios del fresal, **332**
Araucaria, 651
Árbol del cielo, fruto alado, **345**
— — general Sherman, **648**
Árboles, coníferas, **648-650**
— definición, **195**, 196
— hierbas y arbustos, 195
Arbustos, **195**
Arce, frutos alados, **326**, 327, 344, **345**
— plateado, secciones de la madera, **219**
— — yemas, 192, **193**
Archaeosigillaria, **599**
Arena, flor, **301**
— grano de almidón, **369**
Arginasa, 374
Arista, flor de la avena, **301**
— enrollada, *Stipa*, **345**
Aristolochia, tejidos del tallo, **205**
Arquegonios, briofitas, 565
Arqueozoica, era, **598**
Arquesporio, Marcantiales, 576
— musgos, 593
Arquiclamídeas, 301
Arracimadas, raíces, **139**
Arroz (*Oryza sativa*), granos, **337**
Artenisia, 23
Artrosporas, 500
Arveja, zarcillos, 103
Ascas, **529**, **530**, **531**
— definición, 529

Escaneado con CamScanner

Ascas, formación, **531**
Ascensión de la savia, 236-239
Asclepiadaceae (familia de la asclepia), látex, 209
Asclepias, conductos laticíferos, 209
— fruto, **323**, 326, 344, **345**
Ascocarpio, 533
Ascogonio, 529, **530**
— *Pyronema*, **530**
Ascomicetos, 529-544
— definición, 519
— estadio perfecto, 529
— estadios imperfectos, **532**
— estructura fructífera, **531**, **532**, **539-541**
— reproducción asexual, **533-534**
— — sexual, **529-536**
Ascophyllum, 470, 476, **477**
Ascórbica, oxidasa, 364
Ascórbico, ácido, 262
Ascosporas, **529**, **530**
Aserrado, borde foliar, **69**
Asimilación, 34, 130
Asociaciones vegetales, 19-29
Asparraginasa, 374
Aspartasa, 374
Aspergillales, **535**
Aspergillus, **535**
Aspergillus oryzae, como causa de la takadiastasa, 370
Asplenium, sp., pina, **626**
Asteres, división nuclear, 150
Atactostela, **230**, **231**, 232
Atrapamoscas de Venus, **104**, **105**
ATP, adenosin trifosfórico, 365
— importancia, 388
Aumento de tamaño, fase del crecimiento, 251
Autofecundación, **403**
Autónomos, movimientos, 287
Autopolinización, 310, 398, 405
Autosporas, 459
Autotróficos, vegetales, 114, 492
Auxiliar, célula, 490
Auxinas, 254, 255
— fototropismo y geotropismo, 290
Auxosporas, 469
Avellano, **329**
Avena, test, 255
— tizón suelto de la, 548
Avena sativa, estructura de una flor, **301**
Axil, placentación, 296, **297**
Axila de la hoja, 65, **66**
Axilares, yemas, 192, **193**
Azolla, 633
Azotobacter, 180
Azúcar, de arce, 236
— — caña, 109
Azúcar, rendimiento en los Estados Unidos, 125
Azúcares, clases, 109
— fermentación, 383
Azufre, uso en los vegetales, 187
Azul, color (pigmentos), 59, **60**

B

Baciliarofíceas, 466, **467**, 468, 469
Bacilos, **493**, 495
Bacillus, **493**
Bacterias, 491, 492, **493**, 494, **495**, 496, 497
— amoniacales, 179
— autotróficas, 114, 492
— características generales, 15, 491, 492
— depuración de aguas residuales, 496
— desnitrificantes, 180
— estructura de las células, 494
— fermentación y putrefacción, 496
— ferrobacterias, 492
— fertilidad del suelo, 496
— fijadores de nitrógeno, 180
— forma y aspecto, 492, **493**
— formación de esporas, **493**, 495
— formadoras de nódulos, 180
— formas de involución, 492, 494
— heterotróficas, 114, 492
— hidrógenas, 379
— importancia económica, 496, 497
— metánicas, 379
— nitrogenobacterias, 492
— nutrición, 132, 492
— patógenas, 497
— purpúreas, 492
— quimiosíntesis, 114, 492
— reacción de Gram, 494
— reproducción, 494
— sulfuro de hidrógeno, 379
— sulfurosas, 492
— tamaño y distribución, 492
— tétanos, **491**
— y enfermedades, **495**, 497
Bacterioclorofila, 492
Bacteriófagos, 500
Bacteriología, 14, 492
Bambú, anatomía del tallo, **227**, 228
— tallos, **196**
Bandas de absorción de la clorofila, 118
— higroscópicas, de antera, 294, **295**
Barbas del fruto, **345**, 346
Bardana, dispersión de los frutos, **345**, 346
Basidiocarpios, 553, **554-561**
— *Panaeolus sphinctrinus*, **505**
Basidiomicetos, 544-562
— características generales, 544

Escaneado con CamScanner

Basidiomicetos, clasificación, 544
— grupo de los Heterobasidiomicetos, 544, **545-553**
— Homobasidiomicetos, **553-561**
Basidios, formación en los Homobasidiomicetos, **554**, 555
— tipos, **545**
Basidiosporas, royas, **550**, 551
Bateson, William, 391
Batrachospermum, 486
Baya, **331**
Bayoneta española *(Yucca)*, 141
Begonia, 137
— pelos epidérmicos, **78**
Bellotas, **329**
Benetitales, 637, **639**, **640**
Berberis, 294
Berberis vulgare, hojas, **102**
Bessey, Carlos E., 421
Bicolaterales, haces, 206, **233**
Bidens frondosa, garrapata de pordiosero, **345**
Bienales, plantas, definición, 198
Binomial, nomenclatura del sistema, 429
Bioluminiscencia, 388
Biospora, 486
Biotina, 262
Biuret, prueba del, 113
Blefaroplasto, **41**, 42
Boca de dragón, flor, **298**
Bola del tizón, **546**
Boletus edulis, **559**
Borde foliar, aserrado, **69**
— — dentado, **69**
— — entero, **69**
— — lobulado, **69**
— — pinnatífido, **69**
Bosque boreal, 27
— de coníferas, **27**, **28**
— — follaje caduco, 27
— — maderas rojas, 28
— mixto, 27
Bosques de arces, hayas, cerezos y abetos del Canadá, **29**
— templados, 27
— tropicales, **25**, 26
— — de maleza, 27
Botánica, estudio, 11, 14
— importancia, 11-14
— ramas, 13
Botrychium, 618, **619**
— estela, 619
— sección de la raíz, **619**
Bower, 582
Brácteas, 302, 304
— involucrales, núculas, **330**
— peludas *Cycadeoidea*, 640
Bremia lactucae, esporangios, **527**
Briales, 582, 585, 586, **587**, 581-591, **592**, 593
Briofitas, 563-694
— ciclo vital, **574**
— clases, 565
— comparadas con las algas, 564
— cuerpo vegetal, 565
— estructuras foliares, 564
— fase esporofítica, 566
— — gametofítica, 564
— Hepáticas, grupo, 565-582
— Musgos, grupo, 582-594 (*véase también* Musgo)
— rasgos generales, 563, 564
— reproducción asexual, **569**
Briología, 14
Bromelina, 364
Bromus, poliploidía, **417**
Brújula, planta, 75
Brunfels, Otto, 420
Bryophyllum, hojas, 192
— órganos reproductores vegetativos, 103
— raíces adventicias, **103**, 137
Bryophyta, 421
Bulbillos aéreos, 245
— *Lycopodium*, **603**
— musgo, **587**, 593
Bulbo, 240, 242
— escamoso, **242**
— tunicado, **242**

C

Cabezuela, 306, **307**
— diente de león, **302**
Cacahuetes *(Arachis hypogaea)*, raíces de los, **337**
Cactos, gigante, **244**
— respiración, 378
— saguaro, **23**
— tallos gruesos y carnosos, 245
— tubo de órgano, **23**
Cadillo, fruto, **345**, 346
— letargo de las semillas, 349
Café *(Coffea arabica)*, raíces, **337**
Caída de la hoja, 86-88
Calabaza de verano, efecto de las substancias del crecimiento, **258**
— flor, **298**
Calamitales, 596
Calamites, 613, **638**
Calciferol, 262
Calcio, uso en los vegetales, 186
Calendula, flor, **60**
Caliptra, Marcanciáceas, 575
— musgos, **589**, 592

Escaneado con CamScanner

Cáliz, **292**, **323**
— tubular, 298
Calor, rigor del, 281
Calvo, ciprés, **650**, 651
Cambium, fascicular, **201**, 210, **211**, **213**
— interfascicular, **201**, 210, **211**, **213**
— suberoso, tallo, **201**, **220**, **221**
— tejidos del cilindro, 210
— vascular, raíces, **145**, **155**, 157, **158**
— — tallo, **203**, 206, **211**
Campis, raíces, 164
— semillas aladas, 344, **345**
Camptosorus rhizophyllus, 103, 623, **624**
Canales, carinales, *Equisetum*, 615
— citosómicos, 43
— valeculares, *Equisetum*, 615
Canna indica, rizoma, **241**
Caña de azúcar, 20
Capacidad del terreno en el suelo, 175
— sintetizadora de los vegetales, significación, 115
Capilar, agua, 175
Capilaridad y ascensión de la savia, 237
Capilicio, 503
Capsella, desarrollo del embrión, 317, **319**
— origen de las partes florales, **305**
— silicua, **324**, 328
Cápsula, Antocerotas, 579, **580**, **581**
— bacterias, **491**, 494
— esporangio de helecho, **628**, 630
— Marcanciaceas, 568, **573**
— musgo, **576**, 590-593
— *Sphagnum*, **583**, **584**, 586
— tipos de fruto, **324**, **325**, 326
— Yungermaniales, 577, **578**
Carales, 462, **463**
Carbohidrasas, 363
Carbonífero, paisaje, **638**
— periodo, **598**, **638**
Carboxilasa, 364, 386
Carboxipeptidasas, 374
Cardamine, flor, **298**
— silicua, 328
Cardo del Canadá, tallos subterráneos, 240
Carex, desarrollo del gametofito femenino, **312**
— — — — — macrosporas, **312**
— óvulos, **311**
Carica papaya, 374, **375**
Cariolinfa, 36
Cariópside, **326**, **327**, 328
— avena, **301**
Carnosas, raíces, 138, **139**
Carnosos, frutos, 324, **326-329**
Carotenoides, 57, **60**
Carotenoles, 57, 58
Carotenos, 57
Carpelo, definición, 295
Carpelos conduplicados, **671**, 674
Carpogonio, 485, **487**, **489**
Carposporangios, **489**
Carposporas, **487**, 489
Carúncula, **342**
Caryospora palaminum, peritecios, **531**
Caseína, 112
Caspari, banda de, 155, **204**, 205
Castaño de Indias, yemas, **193**, **194**
— tizón del, **539**
Catabolismo, definición, 114
Catalasa, **363**, 380
Catalizador, definición, 362
Catalpa, crecimiento simpodial, **194**, 198
— semillas aladas, 344, **345**
Caucho, **209**
Cazuela, hongo, **539**, 540
Cebada (*Hordeum sativum*), granos, **337**
Cebolla, almacenamiento de las hojas, 101
— puntas de raíces, **146**
Celobiasa, 372
Celobiosa, 109, 372
Célula, 33-51
— alargamiento, zona de las raíces, **140**, 147
— bacteriana, estructura, 494
— citoplasma, **35**, **39**
— citosoma, 38-43
— cromosomas, 36, **37**
— del tubo, Conigerales, **661**
— descubrimiento, 33
— división, 148, 149, **150**, **151**, 152, **153**, 154
— — amitosis, o directa, 154
— — citocinesis, 154
— — en las raíces, 148, 149, **150**
— — — — — zona, **140**
— — mitosis, **150**, **151**, 152, **153**
— — reducción del número de cromosomas, 394
— formaciones citosómicas, **41**, **42**, 43
— generativa, Coníferales, **661**
— importancia, 33
— jugo, 41
— membrana de la, 35, 43, **44**, 169
— — — — composición, 43
— — — — formación, 43
— — — — lámina media, 43
— — — — primaria, 43
— — — — secundaria, 43
— — plasmática, 38
— núcleo, **35**, **37**, 38, **39**
— organización cenocítica, 36, 464, **465**
— partes, **35**, **37**, **39**
— pericentral, **487**, 489
— placental, 24

Escaneado con CamScanner

Célula, plasmodesmos, **44**, 45
— plastidios, **35**, **37**, **39**, **60**
— protoplasto, 34-38, **39**, 40-43
— relaciones con el agua, 171, **172**, 173
Células, apicales, **35**, 249
— — *Equisetum*, **615**
— — *Selaginella*, 607, **610**
— aumento de tamaño, 251
— cóncavas, 482
— de cierre, **77**, **78**, 79
— diferenciación, 252
— división y reducción, **394**
— labio, **295**, **628**
— látex, 208, **209**
— meristemáticas, 66, **67**
— pétreas, 47, **50**
— protálicas, Coniferales, **661**
— radios leñosos, 48
— resiníferas, **225**
— secretoras, **225**
— tipos, 45, **46**, **47**, **49**, **50**
Celulasa, 363, 372
Celulosa, 43, 110
— digestión, 275, 371
Cenchrus tribuloides, fruto espinoso, **345**
Cenobios, 441, 459
Cenocito, 36, 464, **465**
Cenozoica, era, **598**
Centeno *(Secale cereale)*, granos, **337**
Central libre, placentación, 296, **297**
Centrales, **467**
Centriolo, 42, 150
Centrómero, 149
Centrosoma, 42
Cephalozia, **577**
Ceramiales, 489, 490
Ceratozamia, células espermáticas, **41**
— huevo, **39**
Cercinada, vernación, 72, **73**, **623**, **632**
Cereales, fruto, **326**, **327**, **337**
— importancia económica, 336, **337**
Cerezo, flor, **298**
— fruto, **60**, **331**
Cerrados, haces, definición, 233
— — monocotiledóneas, **228**, **229**
Cesalpino, Andrea, 420
Cesar, hongo, **556**
Cianofitas, 479, **480**, **481**, 482, 483
— hábito de crecimiento, 480
Cibotum schiedei, **471**
Cicadales, 640, **642-645**
— blefaroplasto, 643
— caracteres anatómicos, 641
— — generales, 640, 641
— — vegetativos, **641**, **642**
— conos, **642**, **643**
— embrión, 644
Cicadales, estructura reproductiva, **642-645**
— flora fósil, 460
— gametofitos, 641, **645**
— polen, 641, **645**
— representativos, **641**, **642**
— semillas, 644
Cicadeoideas, **639**, **640**
Cicadíneas (*véase* Cicadales)
Cicadofilicales, 423, 426, **595**, **599**, **638**
— caracteres de las hojas helechiformes, **638**, 639
— formas fósiles, 637
— semillas, **638**, 639
Cicadofitas, 637
— línea de las, 637
Cicadoidea, **639**
Cicatrices, 193
— de escamas, **194**
— — flores, **193**, 194
— foliares, **193**, **194**
— vasculares, **193**, **194**
Cicuta, flor y fruto, **328**
Cierre, células de, **77**, **79**
Cigomórfica, flor, **298**
Cigospora, alga, 436
— hongo, **524**, **525**
Cigoto, definición, 314
— herencia, 393
Cilantro *(Coriandrum sativum)*, raíces, **337**
Cilindro vascular, raíces, **145**, 154
Cilios de las bacterias, 494
Cima, 306, **307**, 308
— escorpioidea, **307**, 308
Cimasa, 383
Cinetina, 256
Cininas, 256
Ciprés calvo, **650**, 651
Circulación del alimento, 239
Circuncisil, dehiscencia, **324-325**, 326
Circunnutación, 288
Ciruela, fruto, **60**
— nudo negro, 538
Cistocarpio, **487**, 490
Citasas, 372
Citocinesis, 154
Citocromo-oxidasa, 366, 380
Citocromos, 365
Citología, 14
Citoplasma, **35**, **39**
Citosoma, 35, 38, **41**, **42**
Cítrico, ácido, ciclo del, **385**, 387
Cladoforales, 449, **450**
Cladonia alpestris, **542**
Cladonia rangiferina, **542**
Cladophora, 449, **450**
Clasificación, conceptos evolutivos, 420
— del reino vegetal, antigua, 422

Escaneado con CamScanner

Clasificación del reino vegetal seguida en este libro, 423-428
— forma o hábito, 420
— frutos, 334-336
— relaciones formales, 420
— sistemas, 420-428
— — artificiales, 421
— — filéticos, 421
— — filogenéticos, 421
— — naturales, 14, 421
— — necesidad, 419
Clavaria sp., 557
Clavariaceae, 558
Claves, clasificación, 431
— dicotómicas, 431
Claviceps, 537
Claviceps purpurea, 537
Clayton, helecho *(Osmunda claytoniana)*, **623**, 626
Cleistotecio, definición, 533
Clematis, estela, **231**
— flor y fruto, **326-327**, 344, **345**
Cleome spinosa, recolección de frutos y semillas, **321**
Clima, influencia sobre la distribución de los vegetales, 19
Climáticos, factores, 19
Clímax, asociación, 273
— vegetación, 21
Clintonia, anatomía del tallo, 226, **227**
Clitocybe illudens, 559
Clorénquima, 46, 83
Clorococales, **459**, 460
o-Clorofenoxipropiónico, ácido, efecto en el tomate, **256**
Clorofila, 54-57, **60**
— bandas de absorción, 118
— células, 54, **60**
— condiciones necesarias para la formación, 56
— contenido, efecto en la fotosíntesis, 124
— extracción y propiedades, 55, **60**
— fluorescencia, 55
— importancia, 56
— papel de la fotosíntesis, 117-120
— situación dentro de la célula, 54, **60**
Clorofilas, *a*, *b*, *c*, *d*, 54-56
Clorofitas, 438-463
— orígenes y evolución, 439
— reproducción asexual, 438
Cloroplastos, **37**, 39, 40, 54, **60**, **77**
— misión de la fotosíntesis, 119
— pigmentos, 39, 54
Clorosis, 56
Clostridium, 180, 495
Coalescencia, partes florales, **298**
Cobre, oxidasas con, 380
Cocarboxilasa, 364
Cociente respiratorio, 377
Cocos, formas de bacterias, 492, **493**
Cocoteros, **668**
Código Internacional de Nomenclatura Botánica, 428
Codium, **461**, 462
Coeficiente de marchitez del suelo, 175
Coenzima A, 366
Coenzimas, 364-366
— flavínicos, 365
Cofia, 144, **145**, **146**
Colaterales, haces, **203**, 206, **229**, **233**
— definición, 232
— monocotiledóneas, 226, **229**
Colénquima, **46**
— tallo, **203**, 204
Coleochaete, 447
Coleóptilo, **343**, **358**, **676**, 677
Coleorriza, **343**, **358**, **676**, 677
Coleus, geotropismo, **287**
— pelos epidérmicos, **78**
— pigmentos, 54, **60**
— región meristemática apical, **250**
— registrando automáticamente su crecimiento, **247**
Colmenillas, **541**
Colocasia, gutación, 101
Coloides hidrófilos, imbibición, 166
— — membrana celular, 43
— — pelos radicales, 176
— — resistencia a la sequía, 97
— — — invernal, 97
— — transpiración, 97
Coloración, 53-57, 59, **60**, 61
— otoñal, 61-64
Columela, Mucorales, **523-525**
— musgo, 593
— *Sphagnum*, **583**
Columna estilar, 296
Columnar, tallo, **196**
Comino *(Carum carvi)*, semillas, **337**
Compatibilidad de los elementos fusionantes en los Ascomicetos, 533
Complejo génico, 413
Completa, flor, definición, 292
Compuestas, caracteres florales, 303
Compuesto, pistilo, **295**, 296
Concavas, células, 482
Concentricos, haces, **228**, **233**
Conceptáculos, *Fucus*, 477, **478**
Condimentos, 338
Condriosomas (*véase* Mitocondrios)
Conducción del alimento, 239
Conductos, laticíferos, 208, **209**
— resiníferos, 223, **224**, **225**
Conduplicada, vernación, 72, **73**

Escaneado con CamScanner

Conduplicados, carpelos, **671**, 674
Conectivo, antera, **292**, 294
Conexiones protoplasmáticas, 484
Congelación, efecto en las plantas, 282
Conidios, Ascomicetos, **532**, **535**, **536**
— *Streptomices*, **500**
Coniferales, **647-664**
— anatomía de los tallos, **223-225**
— célula del cuerpo, **661**, 662
— — — pedúnculo, **661**, 662
— — — tubo, **661**
— — generativa, 660, **661**
— células protálicas, **661**
— clasificación, 651
— cono ovulado, **654**, **656**, **657**
— conos, 650, 655, **656**, 657-659, **665**
— — estaminados, **655**, **656**, 657, 658
— embrión, 662, **663**, 664
— — roseta, 663
— — suspensor, **663**
— esporofito, **654**, 655
— gametofito femenino, **658**, 659, 660
— — masculino, 659, 660, **661**
— hojas, **653**, **654**
— importancia económica, 653
— polen, **658**, **661**
— poliembrionía, 663
— singamia, **663**
Coníferas (*véase* Coniferales)
Coniferofitas, 637
Conjugación, algas, **453**, 456
— *Cosmarium*, **458**
— hongos, **524**, **525**
— Zygnematáceas, **453**
Conocephalus conicus, **564**
Conos estaminados, coníferas, **650**, **655**, **656**, 657, 658, **665**
— — — Cycadales, **642**, **643**
— ovulados, coníferas, **656**, **657**
— — — Cycadales, **662**, **643**
Convoluta, vernación, 72, **73**
Coprinus comatus, **559**
Coral, hongos, **557**
Corcho, raíces, 159
— tallos, 201, **221**
Corimbo, 306, **307**
Coripétalas, 301
Cormo, 240, 242
Cornezuelo, 538
Corola, 292, 302
Correlación de las partes del vegetal en el crecimiento, 264
Correns, 391
Corrientes de aire, efectos en la transpiración, 93
— — citoplasma, **39**
Córtex, raíces, **145**, **155**, **156**, **158**
Córtex, tallos, 200, **201**, **203**, 204, **213**
Corteza y madera, **217**, 222
Cosechas ricas en hidratos de carbono, rendimiento anual, 125
Cotiledón en la *Sagittaria*, monocotiledónea, **676**
Cotiledones, 339, **341**, **342**, **354**, 357
— Coniferales, **664**
Crecimiento, aumento de tamaño, 251
— curvas, **265**, 266
— diferenciación, 252
— efecto de correlación entre las partes del vegetal, 264
— — de la cualidad de la radiación, **274**, **275**, 276
— — — — fotoperiodicidad, 276, **277**, 278
— — — — herencia, 253
— — — — humedad, 284, 285
— — — — intensidad de la luz, 271, **272**, 273
— — — — oscuridad, 270
— — — — temperatura, 279-284
— — — — vitamina B en las raíces, 262
— — — las substancias, 254, 255, **256-258**, 259, 260
— — — — vitaminas, 261-264
— — — — — en los hongos, 264
— — — los rayos X, 276
— — del equilibrio nutritivo, 253, 254
— factores externos que afectan al, 266-285
— — internos que afectan al, 252-266
— gran período, 266
— inhibición, 259
— medición, **247**
— monopodial, **194**, 197
— movimientos, 247-290
— naturaleza, 247, 248
— origen de los tallos, dicotiledóneas, 190, **191**
— periodicidad, 265, 266
— por acreción, 251
— — distensión, 252
— protoplasma, 34
— registro automático, **250**
— simpodial, **194**, 197
Criptógamas, 421
Crisantemo, efecto del ácido gibberélico sobre, **259**
Crisofitas, 463-469
— clasificación, 464
Cromátida, 149
Cromatina, 36
Cromatografía, 55
Cromonema, 149
Cromoplastos, 39, 40, 57, **60**
Cromosomas, 36, **37**
— al sexo, 416

Escaneado con CamScanner

Cromosomas homólogos, **392**, 405, **410**
— — parejas, 393, 395
— — separación, 393, 395
— linkage, 414-417
— meiosis, 392-398, 409, **410**
— mitosis, 148, **149**, 150, **151**, 152, **153**
— número en las plantas, 392, 396
— parejas sinápticas, 404
— sinapsis, 395
— XO, XY, 416
Cronartium ribicola, 552, **553**
Cronología geológica, **598**
Cruciferae, frutos, **324-325**, 328
Crustáceo, liquen, **542**, 544
Cruzamiento en las plantas, 398
— fecundación, 402, **403**
— polinización, 310, 398
Cryptomeria, plasmodesmo, **44**
Cualidad de la luz, efecto en las plantas, 273, **274**, **275**, 276
Cuarentena, 515
Cubierta de la semilla, 29
Cuescos de Lobo, **537**
Cultivos en agua, 177, **178**
— — arena, 177, **178**
— — solución, 177, **178**
Cuscuta sp. (cúscuta), **131**, 132
Cúscuta (*Cuscuta* sp.), **131**, 132
— raíces, 164
Cutícula de la hoja, **77**
Cutina, 44
Cutleria, alga, **39**, **474**
— zoospora, **39**
Cutleriales, 473, **474**
Cyanthus stirecoreus, **557**
Cyanthus vernicosus, **557**
Cycadeoidea, **640**
Cycas, hojas, 641, **642**
— macrosporofilas, **642**, **643**
Cycas revoluta, caracteres vegetativos, **642**
— — cono estaminado, **642**, **643**
— — — ovulado, **642**, **643**
Cylindrospermum, 480, 482
Cypripedium, tubo polínico, **674**
Cypripedium acaule, **303**
Cyrtomium falcatum, pina, **626**
Cystococcus, en los líquenes, 543

CH

Chaetophora, **446**
Chalaza, óvulo, 311
— semillas, 338, **341**
Chalazogamia, angiospermas, 673
Chaparral, 26
Chara, 462, **463**
Chiclé, 209
Chlamydomonas, **440**, 441
— ciclo vital, diagrama, **441**
Chlorella, 459
Choque, estímulo, en *Mimosa pudica*, 287
Chytridiales, **519**, **520**
— enfermedades de las plantas producidas por, **519**, **520**
— reproducción asexual, **519**, **520**
— — sexual, 520

D

2,4-D (ácido 2,4-diclorofenoxiacético), 259, **260**
— acción sobre las malas hierbas, **260**
Dahlia, almacenamiento de alimentos, 162
— raíces, **139**
Darwin, Charles, 420
Dasya, **485**
Dasycladales, **461**, 462
Decorticación de los tallos, conducción del alimento, 239
Déficit de la presión de difusión, 173
Dehiscencia, anteras, 295
— cápsulas, **324**, 326
— esporangios de helechos, 630
Dehiscentes, frutos, **323**, **324**
Delicuescente, tallo, **196**
Dentado, borde foliar, **69**
Dentados, hongos, **557**
Depuración de aguas residuales, bacterias en la, 496
Desarrollo de las plantas, 248
Descomposición de la madera, **561**
Desertícolas, plantas, almacenamiento de agua en las raíces, 161
Deshidrogenasas, 363, 365, 380
Desierto de Sonora, **23**
Desiertos, 22
Desmidiáceas, **455**, 457, 458
Desmidias, **455**, 457
Desmodium, fruto, 326
Desmodium canadense, piojos de mendigo, 346
Desnitrificación, 180
Desnudas, yemas, 191
Determinadas, inflorescencias, 306
Determinismo del sexo, 415-417
— — — en los animales, 415
Deuteromicetos, 561
— definición, 519
Devónico, paisaje, **599**
— período, **598**, **599**
De Vries, H., 391
Dextrina, 370
Dextrosa, 109

Escaneado con CamScanner

Día, duración del, efecto sobre las plantas, **277**, 278
Diadas cromosómicas, 395
Diadelfos, estambres, 298
Diagrama del ciclo vital del helecho, **620**
— — — — *Marchantia*, **574**
— floral, **293**
Dianthus, flor, **60**
Diarca, disposición del xilema, 156, **160**, 229
Diastasa, 370
Diatomeas, 466, **467**, 468, 469
— nódulos, 468
— rafe, 468
— tierras, 467
Dibotryon morbosum, **538**
Dicarion, 531
Dicksonia, estela, **231**
Dicotyledonae, clasificación, 427
Dicotiledóneas, anatomía del tallo, 199-223
— características generales, 19
— desarrollo del embrión, 199-223
Dictiostela, **230**, **231**, 232
Dictiotales, 473, **474**
Dictyota, **474**
Diente de león, fruto en forma de paracaídas, 344, **345**
— — — inflorescencia, **302**
Diferenciación, células, 352
— fase del crecimiento, 352
— en las raíces, zona de, 147
— — el protoplasma, 35
Diferencias nucleares entre el esporofito y el gametofito, 433
1,3-Difosfoglicérico, ácido, 386
Difosfonucleótido (DPN), 365
1,5-Difosforribulosa, fotosíntesis, 120
Difusión, a través de las membranas, 168
— de gases, principios, 167
— — substancias disueltas, 168
Digestión, 366-376
— almidón, 369
— carácter general, 367
— celulosa y hemicelulosas, 371, 372
— definición, 271
— destino de los productos, 375
— extracelular, 367
— grasas y aceites, 372, 373
— hidratos de carbono, 368
— hidrolasas, 363
— hidrólisis, 367
— intracelular, 367
— localización en los vegetales, 367
— proteínas, 373-375
— sacarosa, 368
— semillas, 352
Dihibridismo, modificación, 413
— proporciones en los guisantes, 408
Dihidroxiacetona, fosfato de, 386
Dinucleótido adenino-flavínico (FAD), 365
Dioica, planta, 293, 597
Dionaea muscipula, **104**, **105**
Dioon edule, **641**
Diospyros, plasmodesmo, 44
Dipeptidasas, 374
Dipéptidos, 374
Diplicocos, 492, **493**
Diploide, definición, 308
Disacárido, 109
Discaria sp., espinas, **243**, 244
Disco de la flor de girasol, **302**
Dispersión de semillas y frutos, 344, **345**, 346
Disposición cíclica de las partes de la flor, **292**, 300
Distensión, crecimiento por, 252
Divisiones del reino vegetal, 422
Dominancia incompleta de los genes, 411
Dominante, rasgo en la herencia, 398
Dondiego de noche, efectos de la cualidad de la radiación, 253, 273, **275**
Douglas, abeto, 28, **651**
DPN (difosfonucleótido), 365
— en la glicolisis, 383, 386
Drosera rotundifolia, **105**
Drupa, **331**
Dryopteris, pina, **627**
Dryopteris spinulosa, **623**
Duramen, **217**, 218
Durmientes, yemas, 191

E

Ecidios, royas, **550**, 551
Ecidiosporas, hongos rojizos, **550**, 551
Ecología, 14
Ectocarpales, **472**, **473**
Ectocarpos, **472**, **473**
— ciclo vital, diagrama, **473**
Ectofloemática, sifonostela, 229, **230**, **231**
Ectoplasto, 38
Efectos formativos, definición, 267
— — humedad, 285
— — radiación, 271-279
— — temperatura, 283
Eichler, Augusto Guillermo, 420
Eje radiculohipocotilar, 339
Elaterióforo, cápsula de los Yungermaniales, **578**
Elaterios, *Equisetum*, **614**, 616
— *Marchantia*, **573**, 576
— Yungermaniales, **577**, 578
Electromagnético, espectro, 269
Elementos esenciales, 177, **178**

Escaneado con CamScanner

Elementos esenciales, funciones, 185-188
— traza, 178
Elodea canadensis, ápices de tallos, **200**
Embrión, Cicadales, 644
— Coniferales, 662, **663**
— desarrollo, angiospermas, 316, **319**, **674**, 676
— — en *Capsella*, **319**
— — — dicotiledónea, **675**
— — — la herencia, 397
— — — monocotiledónea, **676**
— *Ephedra*, **667**
— *Equisetum*, 618
— helechos, **631**, **632**
— *Lilium*, **316**
— *Lycopodium*, **605**
— *Marchantia*, **573**
— *Marsilea*, **632**, **633**
— musgo, 589, **592**
— *Sagittaria*, monocotiledóneas, **676**
— *Selaginella*, **610**
— semillas, 339, **341**, **342**
— tabaco, **675**
— trigo, **676**
Embriones, cultivos de, 263
Encina amarilla, *Quercus muhlenbergii*, **219**
— de California, *Quercus virginiana*, **163**
Endarca, disposición del xilema, 208
Endocarpio, 322, **331**
Endodermis, raíces, **145**, **155**, **156**, **158**
— tallos, **204**
Endopeptidasas, 374
Endoplasto, 38
Endospermo, 315, **319**, 339, **343**, **357**
— amiláceo, 343
— angiospermas, **674**, 677
— — desarrollo, 315, **674**, **675**, 677
— córneo, 343
— formación, 318
— grano de maíz, **343**
— primario, núcleo del, 315, **316**
— ricino, **342**, **357**
— tabaco, **675**
Endotecio, antera, 294, **295**
— cápsula de musgo, **592**, 593
Endothia parasitica, **539**
Endurecimiento, 283
Enebro, 651
Energía, distribución en el espectro y en la luz, 118, 267
— radiante, absorción por las hojas, 91, 118
Enfermedad, definición, 506
— efecto en la respiración, 382
— y lesiones, efecto en la transpiración, 97
Enfermedades, causadas por las bacterias, **493**, 497
Enfermedades, causadas por los hongos en los animales y en los hombres, 514
— — — — virus en las plantas y en los animales, **497-499**
— de las plantas, control, 515
— resistencia e inmunidad, 515
Engler, Adolfo, 421
Engrosamiento, **225**
Enlace peptídico, 113
Enlaces de energía, adenosin-fosfato, 365
Enredaderas, 244
Ensayo de suelos, **165**
Entero, borde foliar, **69**
Entrenudos, **66**, 192, **194**, **241**
Entyloma australe, 546
Enzimas, 362-366
— carácter general de la digestión, 367-375
— cristalizados, **363**
— denominación, 363
— especificidad, 363
— factores que modifican su actividad, 364-366
— fotosíntesis, 119, 124
— grupos prostéticos, 364-366
— naturaleza general, 362
— respiratorios, 379, 383-387
Ephedra, **665**, 666, **667**
— caracteres vegetativos, 665, **670**
— distribución, 665
— gametofitos, 666, **667**
— ramas con conos estaminados, **665**
Epicótilo, 339
Epidérmicos, pelos, **78**
Epidermis, **46**, 49
— hojas, **77**, 78, 79
— múltiple, 51, 78
— raíces, **145**, **155-158**
— tallos, 200, **201**, 202, **203**, **216**
Epífitas, **25**, 26, **163**, **621**
Epiginia, **298**, 299, 301, **302**
Epinastia, **256**
Equilibrio nutritivo y crecimiento, 253, 254
Equisetales, 596, 613, **614-617**
Equisetum, canales carinales, 615
— — valeculares, 615
— célula apical, **615**
— conos, **612**, **614**, 616
— elaterios, **614**, 516
— embrión, 618
— esporangióforo, esporangio, esporas, **41**, **614**, **615**
— esporofitos, **612**, 613, **614**, 615, 616
— estoma, **615**
— gametofitos, 616-618
— haz vascular, **615**
— meiosis, 616
— hombres vulgares, 614

Escaneado con CamScanner

Equisetum, reproducción sexual, **617**, 618
— singamia, 618
Equisetum arvense, **612**
Equisetum prealtum, **614**
Eras geológicas, **598**
Ergásticas, substancias, 42
Erisifales, **536**, 537
Erodium, fruto, 344, **345**
Escalariformes, vasos, 48, **49**
Escamas de las yemas, 101, 190, **193**, **194**
— — — — cicatrices, **193**, **194**
Escamoso, bulbo, **242**
Escapo, 306
Escaramujo, 332
Esclerénquima, células pétreas, 47, **50**
— fibras, 47, **50**, **201**, **202**, **203**
— monocotiledóneas, 226, **227**, **229**
— tallos, **203**, **205**, **227**, **229**
— vaina y venas de la hoja, 84, **85**
Esclerocios, 509, 534, **537**
— *Claviceps*, **537**
Escorpioidea, cima, **307**, 308
Escutelo, **343**
Esfagnales, 582, **583**, 584, 585, **586**
Esferiales, **537-539**
Espádice, 306, **307**
Espata, 306, **307**
Especias, **337**, 338
Especies, definición, 428
Espectro electromagnético, 269
— — crecimiento de las plantas en diferentes partes, 273, **274**, **275**, 276
— — regiones, 117, 269
Espermacios, algas rojas, 484, **487**
— hongos, 532
Espermáticas, células, angiospermas, **309**, **313**, 314, **316**
Espiga, 306, **307**
Espiguilla de avena, **301**
Espinas, **102**, 103, **105**
Espino cerval, **243**, 245
Espiralados, vasos, 48, **49**, **207**
Espiroquetas, **493**
Esporangios, algas, 439, **445**, 447, 452, 464, **465**
— Chytridiales, **519**, 520
— helechos, **628**, 629, 630
— hongos, **524**, **525**, 526, **527**
— implantación laminal, 673
— Mixomicetos, 501, **502**
— neutros, **472**
— pluriloculares, 471
— uniloculares, **471**
Esporas, algas, 438, 447, 448, 451
— hongos, **510**, 511, 512
— — en el aire, 510, **511**
— — germinación, **510**, 511
Esporas, macro y micro, 402
Esporocarpio, *Marsilea*, **633**
Esporofilas, angiospermas, 671
— gimnospermas, **654**
— helechos, **623**, **626**
— *Isoetes*, **611**
— *Lycopodium*, **603**
— *Selaginella*, **608**, **609**
Esporofitos, Antocerotas, **579**, **580**, 581, 582
— helechos, 621, **622**, 623-630
— *Lycopodium*, **603**, **605**
— *Marchantia*, **573**, **574**
— musgo, **589**, 590, 591, **592**
— *Riccia*, **566**, **567**
— *Selanigella*, **606**, 607, **608**, 609
— *Sphagnum*, **583**, **584**
— Yungermaniales, **577**, **578**
Esporóforos, 506
— definición, 509
— Homobasidiomicetos, 553, **554-561**
Espuela de caballero, fruto, **323**, 326
Esquisomicetos, 491
Esquizocarpio, **328**, 329
Estadio imperfecto, Ascomicetos, **532**, 534
— perfecto, Ascomicetos, 529
Estafilococos, **493**
Estambre, vaina de la flor del guisante, **323**
Estambres, **292**, **293**, 294
Estaminadas, flores, 293, **298**
Estaminados, conos, Coniferales, **655**, **656**
— *Ginkgo*, 645, **646**
Estante, hongo, **556**
Estatospora, 464
Estela, *Botrychium*, **619**
— raíces, **155**, **156**
Estelas, helechos, **624**, **625**
— tipos, 228, **230**, **231**, 232
Estepas, 24
Esterasas, 372
Ésteres, 127
Esterigmas, 553, **554**
Esterilización del suelo y de otros medios, 516
Estigma, **292**, **295**
Estilo, **292**, **295**
Estilopodio, flor de la *Cicuta*, **328**
Estímulo por el choque en *Mimosa pudica*, **287**
Estímulos y movimientos, 288-290
Estipe, **555**
Estípulas, **66**, 70, **102**
Estolones, 245
Estomas, 51, **77-81**
— alojados dentro de una cavidad, **96**
— apertura y cierre, 80
— células de cierre, **79**
— distribución, **81**

Escaneado con CamScanner

Estomas, estructura, **79**, **80**
— función, 81
— helechos, **625**
— relación con la transpiración, 95
— tamaño, 80
Estomio, esporangio de helecho, 630
Estratificación de las semillas, 351
Estreptococos, 492, **493**
Estreptomicina, 514
Estróbilos, *Cycadesidea*, **640**
— *Ginkgo*, 645, **646**
— *Lycopodium*, **603**, **605**
— *Selaginella*, **608**, **609**
Estroma, 38
Estudio florístico, 432
Eudorina, 441, **442**
Euglenofitos, 438
Eumicofitos, 519
Euphorbiaceae (familia de la lechetrezna), látex, 209
Eusporangio, definición, 597
Eustela, **231**, 232
Evaporación y transpiración, 89, 90
Exarca, disposición del xilema, **155**, 156, 208
Exocarpio, 322, **331**
Exopeptidasas, 374
Explosivos, frutos, 346
Extirpación, 518
Extracelular, digestión, 367
Exudación de los tallos, 235
— — — — presión, 236

F

Factores externos, crecimiento, 266-285
— — fotosíntesis, 122
— — respiración, 380-382
— — transpiración, 90-94
— hereditarios, 400
— internos, fotosíntesis, 124
— — respiración, 379
— — transpiración, 94-98
— limitantes, fotosíntesis, 124
Falso abeto, cono ovulado, **654**
Fascicular, cambium, **201**, **211**, **213**
Fase anabólica del metabolismo, 114, 361-390
— formativa del crecimiento, 249-252
Fecundación, angiospermas, 313, 314, **316**
— autofecundación, **403**, 405
— comparación con la meiosis, 396
— coníferas, 662, **663**
— cruzada, 403
— definición, 314
— helecho, 631, 632
— *Lilium*, **316**
Fecundación, *Marchantia*, **573**
— musgo, **592**
— *Selaginella*, **610**
Felema, raíces, 159
— tallos, **201**, **221**
Felodermo, raíces, 159
— tallos, **221**
Felógeno, raíces, 159
— tallos, **201**, **220**, **221**
Femenino, gametofito, angiospermas, **312**, 313, **314** (*véase también* Huevo)
Feofitas, 470, 471, **472**, 473-477, **478**, 479
Fermentación, 376, 382-386
— ácido láctico, 383, **384**
— alcohólica, 382, 383, **384**, 386
— bacterias, 496
— glicolisis, 383, **384**
— oxidación del ácido pirúvico, 383, **384**
Fialóporo, 442
Fibonacci, serie de, 75
Fibras, esclerénquima, 47, **50**
— — tallos, **201**, **203**, **205**, **227**, **229**
— floema, 48, 205, 211, **216**
— leñosas, 47, **48**
Fibrosas, raíces, 136, 137, **138**, **140**
Ficina, 374
Ficocianina, 484
Ficoeritrina, 484
Ficomicetos, 519-528
Ficus elastica (planta del caucho), látex, 210
Fijación de las raíces, 160
— del nitrógeno, 180
Fijadoras de nitrógeno, 180
Filamento carpogonial, 490
— estambres, **292**, 294
— gonimoblástico, 488
Filicales, 596, 618, 620-634 (*véase también* Helechos)
Filicíneas, 596
— definición, 618
Filocladios, **243**, 245
Filoide, concepto, 673
Filotaxia, 73, **74**, 75
Fimbriaria, poros aeríferos, **570**
Fisiología, 14
Fitohormonas, 254
Fitoplancton, 435
Flagelos, algas, 438, **440**
— bacterias, **493**, 494
— *Chlamydomonas*, **440**
— Mixomiceto, **503**
Flavínicos, coenzimas, 365
Flavonas, 61
Floema, primario, raíces, **145**, **155**, 156
— — tallos, 147, 148, **201**, **203**, **204**
— radios, 212, **216**
— secundario, raíces, **145**, 157, **158**, **160**

Escaneado con CamScanner

Floema, secundario, tallos de dicotiledóneas, **201**, **203**, **211**, **213**
— tallos de gimnospermas, 223, **225**
— tipos de células, 48, **50**
— venas de las hojas, **85**
Flor, *Calendula*, **60**
— *Cypripedium acaule*, 303
— *Dianthus*, **60**
— *lirio*, **292**, **669**
— *Petunia*, **60**
— *Pogonia ophioglossoides*, 303
Floral, estructura primitiva y avanzada, **292**, **298-303**, 304
— simetría, 296-298, 302
Florales, partes, **292**, 293-296
— — adnación, 299
— — coalescencia, 298
— — dispuestas en espiral, 299
— yemas, 191
Flores, **53**, **291-293**, 294-296, **298-303**, 304-320
— caracteres generales, 31, 32
— cigomórficas, **298**
— colores, **60**, 294
— completas, definición, 292
— desarrollo, 304, **305**
— diente de león, **302**
— disco de girasol, **302**
— distintos tipos, **298**
— epíginas, **298**, 299
— estaminadas, definición, 293, **298**
— estériles, 293
— estructura, **292**, **293**, 294-306
— — primitiva y avanzada, 292, **298-303**
— girasol, **302**
— gramíneas, **301**
— hipóginas, **298**
— imperfectas, definición, 293
— incompletas, definición, 292
— *Liriodendron tulipifera*, **299**
— olor, 293
— parte, **292**, 293-296
— — coalescencia y adnación, **298**, 299, 301, **303**
— — disposición verticilada o cíclica, 300
— — morfología y disposición, 296, **298**, 299
— — número reducido y definido, 300
— — origen, 304, **305**
— — unión, **298**, 301, **303**
— perfectas, definición, 293
— perígenas, **298**, 299
— pistiladas, definición, 293, **298**
— primitivas, **299**, 300
— radio del girasol, **302**
— reproducción, 308-320
— simetría bilateral, **298**, 302
Flores, simetría radial, **292**, 297, 302
— tulipanes, **291**
— tulípero, **299**
Florídeo, almidón, 484
Flotantes, hojas, **76**
Fluorescencia de la clorofila, 55
Fluyente, tallo, 196, **197**
Foliares, cicatrices, **193**, 194
Folículo, **323**, 326
Folíolos, **71**, 72
Folioso, liquen, **541**, 544
Fomes applanatus, **554**
Fontinalis, 585
Formación desértica de maleza, 23
Formas de involución, bacterias, 494
Fosfatasas, 364
Fosfatos, adenosina, 365
3-Fosfogliceraldehido, 386
Fosforilasas, 364, 370
Fosforilización fotosintética, 120
Fósforo, uso en los vegetales, 185
Fósil, gimnosperma, **640**
Fósiles, hojas, **595**
— troncos, **647**
Fotonastias, 288
Fotoperiodicidad, 276, **277**, 278
Fotosíntesis, 115-126
— aparato empleado para el estudio, **107**
— intensidad y factores que la afectan, 122
— localización, 115
— materias primas, 116
— mecanismo, 119-121
— papel de la clorofila, 117
— productos, 121, 125
— — destino de los, 126
— química, 119, 120
— reacción fotoquímica, 120
— reacciones oscuras, 120
Fototropismo, **286**, 289
— de las raíces, 139, **290**
Fragmentación, 437
Franseria dumosa, **23**
Fraxinus, fibras de esclerénquima, **50**
— — leñosas, **47**
— tallo del felógeno, **220**
Fresa, corredores, 244
— fruto, **332**, **333**
— mancha foliar, 539
Fresno, frutos alados, **326**, **327**, 344, **345**
Frío, rigor del, 281
Fronda, cicadoidea, **639**, 640
— helechos, **622**, **623**
Fructosa, 109
Fructosa-1,6-difosfato, 386
β-d-fructosidasa, 369
Fruticoso, liquen, **542**, 544
Fruto con hueso, 331

Escaneado con CamScanner

Fruto espinoso, de *Cenchrus*, **345**
Frutos, 321, 322, **323**, 324, **325-333**, 334-336
— accesorios, 324, **330**, **332**, **333**
— agregados, 324, **332**, **333**
— alados, 344, **345**
— características generales, 32
— carnosos, 324, **330-332**
— cicatrices, **193**
— clases, 322, **323-333**, 334-336
— clasificación, 334-336
— de un solo pistilo, **323-331**, 332
— — vistosos colores, **53**
— definición, 321, 322
— dehiscentes, **323-325**
— diente de león, **302**, 344, **345**
— diseminación (dispersión), 344, **345**, 346
— en forma de paracaídas, 344, **345**
— explosivos, 346
— formación, 318
— indehiscentes, 324, **326-329**
— múltiples, 324, **332**, **333**
— orquídeas, **303**
— partenocárpicos, **256-258**, 320
— plumosos, 344, **345**
— secos, **323-329**
— semejantes a semillas, 336, **337**
— simples, **323**, 324, **325**, **331**
— sin semillas, **256-258**, 320
— vesiculares, 344, **345**
— yemas, 191
Fucales, 475, **476-478**, 479
Fucoxantol (fucoxantina), 58
Fucus, 470, **476**, **478**
— conceptáculos, **476**, 477, **478**
— parafisis, 477, **478**
— receptáculos, **476**, 477, **478**
Fuchsia, felógeno, 220
— flor, **298**
— ovario, **297**
Fuego, enfermedad del manzano, **495**, 497
— salvaje, enfermedad del tabaco, **495**, 497
Fuerza neta de succión, 172
Fundamental, meristemo, raíces, **145**, **146**, 147
— — tallos, 199, **201**
Fungicidas, 518
Funículo del óvulo, **297**, 311, **319**

G

Gametangios, descripción, 442, 448
— pluriloculares, 472
Gamética, meiosis, 397
Gametofito comparado con el esporofito, 432
Gametofitos, masculino y femenino, descripción, 313, 314 (*véase también* en los grupos específicos o géneros)
Gametóforo, 565
— hepáticas, **569**, 571
— musgos, 582, **584**, **589**
Gametos, masculino y femenino, descripción, 313, 314
Gamopetalia, **298**
Gamosepalia, **298**
Gardiella, **485**
Gel nuclear, 36
Gen, 37, 400
— complejo, 413
Generaciones F_1 y F_2 en el guisante, 398, **399**, **403**, **406**
«Genera Plantarum», por Linneo, 420
Generativa, célula, Coniferales, **661**, 662
Género, definición, 428
Genes, distribución al azar, 409
— dominancia incompleta, **411**
— dominantes, 398
— interacción, 413
— letales, 413
— libre distribución, 409
— recesivos, 398
— recombinaciones, 405
— relacionados con los cromosomas, 400, **401**
— segregación, 405
— — independiente, 409
Genética vegetal, 14, 391-418
— — aplicaciones prácticas, 418
Genoma, 392
Genonema, 149
Geológicos, períodos, 595-597, **598**
Geotropismo, **287**, 289, **290**
— de las raíces, 139, **290**
Geranium, fruto, 344, **345**
Gérmenes, 491
Germinación, cigoto, *Cosmarium*, **458**
— diferida de las semillas, 349
— esporas, hongos, 506, **510**, **511**
— — mixomiceto, **503**
— guisante, **355**, 357
— judía, **354**, 355, 356
— maíz, **358**, 359
— ricino, **357**, 358
— semillas, 351-353, **354-358**
— — condiciones necesarias, 351-353
— — fisiología, 353-356
— teliosporas del tizón, 545, **546**
Gibberella fujikuroi, 258
Giberélico, ácido, 258, **259**
Gimnospermas, **635**, 636, 637, **639-667**
— anatomía de los tallos, **223-225**
— caracteres generales, 19, 637
— clasificación, 637

Escaneado con CamScanner

Gimnospermas cotiledones, 339
— fósiles, 637, **640**
Gineceo, definición, 292
Ginkgo, 644-647
— estróbilos, 645, **646**
— estructuras gametofítica y embrionaria, **646**
— — reproductivas, 645, **646**
— gametofitos, **646**, 647
— hábito, **644**, 645
— helecho, 645
— letargo de las semillas, 350
— semilla, 647
Ginkgo biloba, **646**
Ginkgoales, 644, **645**, **646**, 647
Girasol, efectos de la cualidad de la radiación, 273, **274**
— familia, caracteres florales, **302**, 303
— tallo, **49**
— tejidos primarios del tallo, **203**
— — secundarios del tallo, **213**
Gladiolus, cormo, **242**
Gleichenia, estela, **231**, **624**
Gliadina, 112
Glicerina, 112, 372, 373
Glicina, 113
Glicógeno, 110
— en los hongos, 506
Glicolisis, 383, **384**
Glicósidos, 111
Gloeocapsa, 481
— en los líquenes, 543
Gloeotheca, **480**
Gloeotrichia, **480**, 481
Glucosa, 108
— deshidrogenasa, 380
— glicolisis, 383, **384**
Glumilla de la flor de la avena, **301**
Glutatión, 187
Gnetales, caracteres generales, **665-666**
— clasificación, 665
— distribución, 665
— relación con las angiospermas, 668
— reproducción, 665, 666, **667**
Gnetum, 665, 666
— gametofito, 666
— hábito, 665
— letargo de las semillas, 350
Golgi, aparato de, **42**, 43
Goma dulce, ramificación delicuescente, **196**
Gomas, 111
Gonidios, 442
Gonimoblástico, filamento, 488
Gossypium sp., **20**
Gram, reacción de, 494
Gramíneas, estructura floral, **301**
— granos, **326**, **327**, 329
Gran período de crecimiento, **265**, 266
Grandes Praderas, 24
Grano, **326**, **327**, 328
— avena, **301**
Grasas, 111
— digestión, 372
— propiedades químicas, 111
— semillas, 340
— síntesis, 126-128
— y aceites, fuentes de energía, 112
— — — partes contenidas en los vegetales, 112
Grasos, ácidos, 112, 373
Gravedad, efecto en las raíces, 139, **290**
Grinnellia, **485**
Grupos prostéticos de los enzimas, 364-366
Guisantes, caracteres en la herencia, **407**
— — proporción monohíbrida, 407
— características hereditables, 407
— cruzamiento de plantas, **399**
— flor, **323**
— geotropismo de las raíces, **290**
— germinación de la semilla, **355**, 357
— herencia, 398-411
— hojas, **102**
— plántulas, **355**, 356
— proporciones, 407, 409
— — dihibridismo, 408, 409
— semillas, 337
— tamaño, 406, 407
Gutación, **100**
Gymnosporangium juniperivirginianae, 552, **553**
Gynura aurantiaca, **60**

H

Habichuela, efecto de la oscuridad, **197**
Habitat, Hepáticas, 565
— Marcanciales, 565
— musgos, 582, 585-587
— *Sphagnum*, 582
Habitats y crecimiento, húmedos, 285
— — — secos, 285
Haces vasculares, 200, 205
— — abiertos y cerrados, **233**
— — anfibasales, 226, **228**, **233**
— — anficribales, **233**
— — bicolaterales, 206, 232, **233**
— — colaterales, **203**, 206, **229**, 232, **233**
— — concéntricos, **228**, **233**
— — dicotiledóneas, **201**, **203**, **204**, 205
— — monocotiledóneas, 223, **227**, **228**, 229
— — tipos, 232, **233**
Halofitas, 285
Hamamelis, estallido del fruto, 346
Hambre de 1845-1846 en Irlanda, 526

Escaneado con CamScanner

Haploide, definición, 308
Haustorios, definición, 132
— raíces, 164
Haworthia, hojas especializadas, 101
Hayuco, fruto, **329**
Heladas y coloración otoñal, 63
Helecho, *Adiantum pedatum*, **626**
— andarín, 623, **624**
— *Cyrtomium falcatum*, **626**
— lengua de serpiente, 618, **619**
— *Polypodium vulgare*, **626**
Helechos, agua, **632**, **633**
— anatomía, **231**, 623, **624**, **625**, 626
— arborescentes, **620**, **623**
— cápsula, 630
— ciclo vital, **620**
— distribución, 620
— embrión, **631**, 632
— espora en germinación, **629**
— esporangios, **626**, **628**, 629, 630
— esporofilas, **623**, 626
— esporofito, 621, **622**, 623-630
— estelas, **231**, **624**, **625**
— estructura de la hoja, **625**, 626
— formación de meiosporas, **628**, 629
— fronda, **622**, **623**
— gametangios, **629**, **630**, 631
— gametofito, **629**, 630-632
— heterospóreos, **632**, **633**
— hojas, **622-625**
— indusia, **626**
— órganos sexuales, **629**, **630**
— pinas, pínulas, **623**, **627**
— prótalos, **629**
— racimos, 618
— raíces, 621, **622**
— rizomas, **622**
— soros, **626**, 628
— tallos, 621, **622**
— vernación circinada, 622, **623**
Helianthus annuus, tejidos primarios del tallo, **203**
— — — secundarios del tallo, **213**
— — vasos, **49**
Helvella elastica, 533
Helvellales, **541**
Hemicélulas, **457**
Hemicelulosas, 44, 111
— digestión, 371
Hepatica acutiloba, **20**
Hepáticas, clasificación, 564, 577
— con cuernos, **579-581**
— cuerpo vegetal, 564, 565
— foliosas, 576, **577**, **578**
— rasgos generales, 565
— talosas, 565-576, **577**
Herbicidas, 259, **260**, 25
Herencia, 391-418
— base física, 400
— comportamiento de los genes, **401**
— factores determinantes, 400
— guisantes, altos y enanos, **399**, 402-407
— — lisos y rugosos, 407, 408, **409**, 410, 411
— — simultáneos, dos parejas con caracteres opuestos, 407, 411, **412**
— hechos de la, 398
— linkage, 414, **415**
— número de cromosomas, 402
— plantas, 398-418
— y crecimiento, 253
Hesperidio, **331**, 332
Heteroauxina, 256
Heterobasidiomicetos, 544, 545, **546-553**
Heterocisto, **480**, 481, 482
Heterogametos, 436
Heterogamia, 436
Heteroica, roya de los hongos, **549**, **550**, **553**
Heterosifonales, 464-466
Heterosis, 414
Heterospóreas, definición, 597
Heterospóreos, helechos, **632**, **633**
Heterotálica, 439, 524
Heterotriquia, 446
Heterotróficos, vegetales, 114, 492
Hevea brasiliensis (árbol del caucho), **209**
Hexocinasa, **365**
Hexosas, 108
Hibridización, en las plantas, 398, **401**
— — — técnicas agrícolas, 414
— *Zinnia*, **391**
Híbrido, **401**
— vigor, 414
Híbridos, dihíbridos, 408
— generación, 398, 407
— guisantes, 398, 404, 405, **406**, **407**, **409**
— monohíbridos, 402, **403**, 406, 407
Hidátodos, 100
Hidratación, definición, 367
Hidrato de carbono y nitrógeno relacionado con el crecimiento, 253, 254
Hidratos de carbono, cantidad producida por la fotosíntesis, 125
— — — digestión, 368
— — — naturaleza química, 108
— — — semillas, 340
— — — tipos, 109-111
Hidrófilos, coloides, 43, 96, 97, 166
Hidrofitas, 285, 420
Hidrofítica, vegetación, **22**
Hidrolasas, 363
Hidropónico, 177
Hidrotropismo, 289

Escaneado con CamScanner

Hidrotropismo de las raíces, 141
Hierbas, **195**
Hierro, oxidasas con, 380
— uso en los vegetales, 185
Hifas ascógenas, **530**, **531**
— definición, 507
Higo, fruto, 334
Higroscópicos, movimientos, 290
Hilo, 338, **341**, **342**
Himenio, Ascomicetos, 529, **530**
— Homobasidiomicetos, **554**
Hipantio, 299
— en los frutos, 330
Hipocótilo, 339, **341**, **342**, **354**
— *Capsella*, embrión, **319**
Hipocreales, **537**, 538, 539
Hipoginia, **292**, **298**, 299, 301
Hoja *Achyranthes*, **60**
— *Coleus*, **60**
— de cerezo, **60**
Hojas, 65-105
— abscisión, 86, **87**
— amarillo, extracción de pigmentos, 59, **60**
— anatomía, 76, **77-87**
— — dicotiledóneas, 76, **77-81**
— — monocotiledóneas, **83**, 84
— bordes foliares, **69**
— caída de las, 86-88
— características generales, 31
— compuestas, **71**, 72
— coníferas, **653**, 655
— desarrollo, 66, **67**
— disposición, 73, **74**
— epidermis, 77-79
— escamas de las yemas, 101
— especializadas, 101, **102-105**
— espinas o púas, **102**, 103
— estomas, **77-81**
— estructura en relación con la transpiración, 94
— — interior del pecíolo, **86**
— extracción de pigmentos verdes, 35, **60**
— filotaxia, 73, **74**, 75
— flotantes, **76**
— formas, 68, **69**
— helechos, **622-625**
— mesofilo, **77**, 82
— monocotiledóneas, forma externa, **69**, 70
— órganos de almacenamiento, 101
— — reproductores vegetativos, **103**
— origen y forma exterior, 66
— partes, **66**, 68
— pelos epidérmicos, **78**, 79
— primordios, **67**
— procesos fisiológicos, 88-101
— región de crecimiento, 66, **67**
— rojo, extracción de pigmentos, 59, **60**
Hojas, sencillas, **70**, 72
— sésiles, 70
— tamaño, 66
— — distribución y posición en relación con la transpiración, 94
— trampas para insectos, **104**, **105**
— transpiración, 88-101
— venación, **70**, 71
— venas, **70**, 77, 84, **85**
— zarcillos, **102**, 103
Holeus sudanensis, 276
Holoenzima, definición, 364
Homobasidiomicetos, 553, **554-561**
— importancia económica, 560
— rasgos generales, 553-555
— sexualidad, 555
— tipos, **556-561**
Homóloga, teoría, 603
Homólogos, cromosomas, **392**, 404, **410**
Homosporeas, definición, 597
Homotálica, definición, 439, 524
Homotalismo, 452, 524
Hongos, 505-562
— acuáticos, 520
— características generales, 17, 505-512
— clasificación, 519
— comestibles, 559
— coral, **557**
— cuerpo vegetal, 506
— del suelo, 512
— dentados, 557
— descomposición de la madera, **561**
— esporas, **510**, **511**
— — germinación, 507, **510**, **511**
— estructura vegetativa, 507-509
— fase reproductora, 509-512
— fases de reposo, 508
— forma de estanque, **556**
— imperfectos, 561
— importancia económica, 512-519
— membrana, 508
— micelio, **506**, **507**, 508
— nido de pájaro, **557**, 559
— producción, 560
— relación con las algas, 422
— sagrados, **561**, 562
— vitaminas necesarias, 264
— venenosos, **559**
Hooke, Robert, 33
Hormogonios, 482
Hormonas, 254
Huésped, 131, 506
Huevo, angiospermas, **311**, **312**, **316**, **673**, **674**
Humedad, efecto en la transpiración, 92
— y crecimiento, 284
Huso, mitosis, **150**, **151**, 152, **153**

Escaneado con CamScanner

Hydnaceae, **557**, 558
Hydnum erinaceum, **557**
Hydrangea, trepadora, **163**, 164, 244
Hydrodictyon, **460**
Hydropteridineae, **632**, **633**

I

Identificación de las plantas, 431, 432
Ilex aquifolium, acebo inglés, **256-257**
Iluminación continua, efecto sobre la planta, 278
Imbibición, 166
— teoría de la ascensión de la savia, 236
Impatiens sultani, células de parénquima y colénquima, **46**
— vasos, **49**
Imperfecta, flor, definición, 293
Imperfectos, hongos, 561
Impermeabilidad de la cubierta seminal, 349
Impermeables, membranas, 168
Incompleta dominancia de los genes, 411
— flor, 292
Indehiscentes, frutos, 324, **326-329**
Indeterminadas, inflorescencias, 306
Indolbutírico, ácido, substancias del crecimiento, 254, **256**, **257**
Indusio del helecho, **626**, 629
Infección de las semillas, 526
Infero, ovario, 300
Inflorescencias, tipos, 305, 306, **307**, 308
Infrarroja, radiación, 118
Inmunidad, 515
Inositol, 262
Insectos, macho y hembra, 416
— polinización, 310
Intensidad de la luz, efecto en el crecimiento, 271, **272**, 273
Interfascicular, cambium, **201**, **211**, **213**
Interfase, mitosis, 154
Intracelular, digestión, 367
Inulina, 110
Invertasa, 369
Involucrales, brácteas, diente de león, **302**
Involucro, núculas, **329**
— Yungermaniales, **577**
Involuta, vernación, 72, **73**
Iones, de las substancias inorgánicas del suelo, 178
Iris, rizomas, 241
Irregular, flor, **298**
Irritabilidad, 35, 288
Isoetales, **611**, 613
Isoetes, **611**, 613
Isoetites, 613
Isogametos, 436
Isogamia, 436
Istmo de las desmidias, 457

J

Jacinto, bulbo, **242**
Josué, árbol de, 23
Judía de Lima *(Phaseolus lunatus)*, semillas, **337**
Judías, estructura de la semilla, **341**
— granos de almidón, 369
— plántulas, **354**, 356, 357
— semillas, **337**
— — germinación, **354**, 356, 357
Juglans cinerea, abscisión de la hoja, **87**
Jugo nuclear, 36
Juniperus, 651
Juniperus horizontalis, **651**

K

Kentucky, gramínea azul, secciones de hojas, **83**
Krebs, ciclo de, **385**, 387

L

Labio, células, antera, **295**
— — esporangio de helecho, **628**, 630
Lacasa, 380
Láctica, deshidrogenasa, 380, 386
Láctico, ácido, fermentación, 383
Lactuca scariola, disposición de las hojas, 76
Lagunas foliares, 229
Lámina de la hoja, **66**, 68
— media, 43
Laminaria, 470, **475**
Laminariales, 474, **475**
Laminillas del sombrerillo, **555**, **556**
— de los hongos, 555, **556**, **558**, **559**
Larix, 651
Laterales, yemas, **66**, 192, **194**
Látex, 208-210
— células, 208, **209**
— recolección, **209**
Lathyrus odoratus, alargamiento del tallo, **191**
Laticíferos, conductos, 208, **209**
— vasos, 208
Lecidia platycarpa, **542**
Lechuga, efectos de la duración del día sobre la, **277**, 278
Legumbre, tipo de fruto, **323**, 324, **337**
Leguminosa, fijación del nitrógeno, 180
Lema de la flor de la avena, **301**
Lentejas *(Lens esculenta)*, raíces, **337**

Escaneado con CamScanner

Lentejas *(Lens esculenta)*, semillas, **337**
Leño de primavera, 215
— — verano, 215
Leñosas, fibras, 47, **48**
Leñosos, radios, 212, **216**, **217**, **223**, **224**
Leotia stipitata, ascas y parafisos, **529**
Lepidodendrales, 596, 602
Lepidodendron, 602, **638**
— hábito de crecimiento, 602
— hojas, 602
Leptosporangio, definición, 597
Lesiones, efecto sobre la respiración, 382
Letales, genes, 413
Letargo, debido a las cubiertas seminales, 349, 350
— de las semillas, 347-351
— embrional, 348-351
Leucoplastos, 39, **79**
Levaduras, **533**, 534
Lianas, **25**, 26
Licopeno, 58
Licopodiales, 596, **603-606**
Licópsidas, 601, **604-611**, 612
— clasificación, 596
Lignina, 44
Lignocelulosa, 111
Lígula, *Isoetes*, **611**, 613
— *Selaginella*, 607, **610**
Lilium (*véase* Lirio)
Limbo de la hoja, **66**, 68
Limitante, parénquima, 85
Linaria, 344
Linkage, base, 414
— en la herencia, grupo de, **414**, 415
— modificaciones proporcionales, 415, 416
— sexo, 416
Linneo, Carlos, 420, 428
Lino *(Linum usitatissimum)*, raíces, **337**
Linterna, hongo, **559**
Lipasa, 363, 372, 373
Liquen crustáceo, **542**
Líquenes, 541-543
Liquidambar styrariflua, ramificación delicuescente, **196**
Lirio, agua, **76**
— cápsula, 324, **325**, 326
— embrión, **316**
— flor, 292, **669**
— — diagrama, **293**
— gametofito femenino en desarrollo, **314-316**
— hojas de almacenamiento, 101
— pistilo compuesto, **295**
— reproducción, **314-316**
Liriodendron, flores, **299**
— tejidos del tallo, **216**
Liriodendron tulipifera, flor, **299**
Lobelia, tipos de vasos, **207**
Lobulado, borde foliar, **69**
Loculicida, dehiscencia, **324-325**, 328
Lóculos del ovario, **295**, 296, **297**
Locusta negra, espinas, **102**, 103
— — fruto, 344, **345**
Lodículas, 300, **301**
Lomento, 326
Longevidad de las semillas, 347, 348
Lonicera tatarica, sección transversal de la hoja, **77**
Lopoc, depósitos, 466
Lunularia, 570
Luz, de diferentes colores, fototropismo, **286**, 289
— efecto en el crecimiento, **267**
— — — la germinación de las semillas, 353
— — — — respiración, 380
— — — las plántulas ahiladas, 270
— importancia en la fotosíntesis, 118
— para las plantas, 267, 273
— solar, distribución de la energía en el espectro, 118, 268, 269
Luteol (luteína), 58
Lycoperdon gemmatum, **557**
Lycopodium, anatomía vascular, **604**
— anteridios, 604, **605**
— arquegonios, 604, **605**
— cojinete, subarquesporial, 604
— cono, **603**, 604
— desarrollo del esporangio, **604**
— embrión, 605
— esporofilas, **603**
— esporofitos, **603**
— estróbilos, **603**, 604
— gametofitos, 604, **605**
— habitat, crecimiento, 604
— nombres vulgares, 603
— órganos sexuales, 604, **605**
— suspensor del embrión, 605
Lycopodium clavatum, gametofito, **605**
Lycopodium complanatum, **603**, **605**
Lycopodium lucidulum, **603**
Lycopodium obscurum, **603**
Lycopodium selago, gametofito, **605**

M

Macrándrica, 452
Macrocystis, 470, 474
Macrofilas, descripción, 635
Macrogameto, angiospermas, 313 (*véase también* Huevo)
Macrogametofito, angiospermas, **312-314**
Macrogametogénesis, angiospermas, 312
Macrospora, célula madre, angiospermas, 297, 312, **314**

Escaneado con CamScanner

Macrospora *Marsilea*, **633**
Macrosporas, angiospermas, **311**, **312**, **314**
— *Selaginella*, **609**
Macrosporofila, *Selaginella*, **609**
Macrosporofito, angiospermas, 312, **314**
Macrozoosporas, 447
Madera, 222
— aserrada en tablones, 220
— aspecto del leño en diferentes secciones, 218, **219**
— de hierro del desierto, **23**
— — pino blanco, **223-225**
— roja, **647**, **648**, 651, **652** (*véase también* Xilema)
Magnesio, uso de los vegetales, 185
Magno, San Alberto, 420
Magnolia, células corticales, **33**
Maíz, anatomía de los tallos, 226, **227**, 228, **229**
— estructura del grano, 342, **343**
— germinación, **358**, 359
— granos, **337**, 342, **343**
— — de almidón, **369**
— haz vascular, **229**
— hoja, **83**
— plántula, **358**, 359
— raíz primaria, **358**
— — secundaria, **358**
— tizón, **546**, **547**
Malas hierbas, acción del 2,4-D, **260**
Malezas, 24
Malta, diastasa de la, 370
Maltasa, 370, 371
Maltosa, 109, 370
Malva, pelos epidérmicos, **78**
Mancha ocular, **39**, 40, **440**
— parda del maíz, 521
Manganeso, uso en los vegetales, 185
Mangle, raíces, 163
Manzana, costra, **532**, **538**
— de cedro, roya, 552, **553**
— pomo, **329**
Marcaje del oxígeno, fotosíntesis, 120
Marcanciales, 565-576
— esporofito, 566, **573**, 574-576
Marchantia, caracteres vegetativos, 568, **569**, **570**, 571-573
— ciclo vital, 569-573, **574**, 575, 576
— cuerpo vegetal, 568
— cúpulas, **569**, 570
— esporofito, 568, **573**, 574-576
— gametofito, 568-572
— meiosis y formación de las esporas, 576
— multiplicación asexual, 570
— reproducción sexual, **569**, **570**, 571-573
Marchantia polymorpha, hábito de crecimiento, **16**
Marchitez de los suelos, coeficiente de, 175
— del roble, 539
Marsilea, **632**, **633**
— anatomía, **624**, 633
— caracteres vegetativos, **632**
— clasificación, 618
— embrión, **633**
— esporocarpio y esporas, **632**, **633**
— estela, **624**
— gametofito, **633**
— gametos, **633**
— hábito de crecimiento, 633
— helechos heterospóreos, 633
— vernación circinada, **632**
Masculino, gameto, angiospermas, 314
— gametofito, angiospermas, **309**, **313**
Máxima temperatura de intensidad, 281
— — para el crecimiento, 280
Medula, 200, **201**, **203**, 208, **213**, **217**
Medulares (medula), radios, **201**, **204**, 208
Megoceros, 579
Meiocitos, 393, **394**
Meiosis, 392, 393, **394**, 395-398
— cigótica, 437
— comparación con la fecundación, 396
— — — — mitosis, 397
— cromosoma, comportamiento, **394**, 395-398, 408, **410**
— definición, 394
— desarrollo de las macrosporas de las angiospermas, **312**, **314**, **315**
— — de los granos de polen, 308, **309**
— fases de la división, **394**, 396
— gamética, 397
— Homobasidiomicetos, **554**, 555
— importancia de la herencia, 393
— intermedia, 437
— primera y segunda división, 393, **394**, 395, 396
— y segregación de los genes alelomorfos, 405
Meiosporas, definición, 433
Melocotón, fruto, **331**
— peritecios del hongo del parásito del, **531**
Melocotonero, hongo productor del fruncido de la hoja, **530**
Membranas celulares, 43, 44, 169
— — capa primaria, 43, **225**
— — difusión a través de las, 168
— — espesamientos secundarios, 43, **225**
— — impermeables, 168
— — permeables, 168
— — selectivamente permeables, **168**
Mendel, G., 391, 392, 398-400
— experimentos, 398-411
— primera ley de la herencia, 405

Escaneado con CamScanner

Mendel, G., proporción en los guisantes, 399
— segunda ley de la herencia, 411
Menta, tejidos del tallo, **211**, **214**
Mercanciáceas, caliptra, 575
— cápsula, 568, **573**
Mericarpio, **328**, 329
Merismopedia, **480**, 481
Meristemo, apical, 199, **200**, **201**, **250**
— *Elodea canadensis*, **200**
— fundamental, raíces, **145**, **146**, 147
— — tallos, 199, **201**
Meristemos, 249-251
— apicales, raíces, **145**, **146**
— clasificación, 250, 251
— intercalares, 249
— laterales, 249
— primarios, 199, 250, 251
— secundarios, 250
Mescal, 236
Mesocarpio, 322, **331**
Mesofilo, en empalizada, **77**, 82
— esponjoso, **77**, 83
Mesofitas, 285, 420
Mesozoica, era, **598**
Metabolismo, 34, 107-133, 361-390
— definición, 107
— fases, 113-115
— — anabólicas, 107-133
— — catabólicas, 361-390
— tipos de vegetales en relación con el, 114
Metaclamídeas, 301
Metafase, **150**, **153**
Metafloema, raíces, 156
— tallos, 208
Metaxilema, raíces, **155**, 156
— tallos, **203**, **204**, **207**, 208
Mezquite, 23
Micelio, 132, **506**, **507**
— Basidiomicetos, **545**
— estructura, **506**, 507, 508
Micetozoos, 501
Micología, 14
— médica, 514
Micorriza, 509
— Ofioglosales, 619
— Psilotales, 601
Micosis, **514**
Micrasterias, **455**
Microbios, 491
Micrococos, 493
Microelementos, 178
Microfilas, descripción, 635
Microgametos, angiospermas, 314
Micrópilo, angiospermas, **297**, 672
— coníferales, **658**, 660
— ovario, 297, **311**
Micrópilo, semillas, 338, **341**
Microsomas, 40
Microspora, célula madre, 308, **309**
— *Marsilea*, **633**, 634
Microsporangio, *Selaginella*, **609**
Microsporas, angiospermas, 308, **309**
— *Selaginella*, **609**
Microsporocitos, angiospermas, 308, **309**
Microsporofila, *Selaginella*, **609**
Microsporum audouini, **514**
Microzoosporas, 447
Mildius, pulverulentos, **536**, 537
— vellosos, 526, **527**, **528**
Mimosa pudica, reacción al tacto, **287**, 289
Minerales, absorción, 173, 174, 177-178
— deficiencias, **178**
Mínima temperatura para el crecimiento, 280
Mitocondrios, **37**, 40, **41**
Mitosis, 148, 149, **150**, **151**, 152, **153**
— comparación con la meiosis, 397
Mixoamebas, 503
Mixomicetos, 501, **502**, **503**
— caracteres generales, 501
— reproducción, **502**, **503**
Mixtas, inflorescencias, 306
— yemas, 192
Mocasín, flor, 303
Moho del pan, **523**, 524
Mohos, acuáticos, **521**, 522
— azules y verdes, **535**
— negros, **523-525**
— verdes, 535
Mol (mole), 368
Monadelfos, estambres, 298
Monanthesia magnifica, **639**
Monilinia fructicola, **540**
Monocotiledóneas, anatomía de las hojas, **83**, 84
— — — los tallos, 223, 226, **227-229**
— características generales, 19
— crecimiento en espesor de las raíces, 159
— desarrollo del embrión, **676**
— tipos de haces vasculares, **227-229**
Monocotyledoneae, 427
Monografía de grupos de plantas como estudio taxonómico, 432
Monohibridismo, proporciones en las semillas de guisantes, 407
Monoica, planta, 293, 597
Monopódica, ramificación, **194**, 197, 198
Monosacáridos, 108
Monospora, 485
Monotropa uniflora, pipa india, **131**, 132
Moral, fruto, **332**, **333**
Morchella, **541**
Morfología, 14

Escaneado con CamScanner

Mosaico de hojas, **75**, 289
Mostaza *(Brassica alba)*, raíces, **337**
— salvaje, acción de la, **260**
Motivos ornamentales de carácter vegetal, **11**
Movimientos, autónomos, 287
— de crecimiento, 286, 289
— — los vegetales, **286**, **287**, 288, **290**
— — turgencia, 286, **287**
— — variación, **287**
— estimulados, 288-290
— higroscópicos, 290
— nastias, **287**, 288, 289
— paratómicos, **286**, **287**, 288, **290**
— taxias, 289
— tropismos, **286**, 289, **290**
Mucaceae (familia del banano), vasos laticíferos, 208
Mucílagos, 111
Mucorales, **523-525**
— esporangios, 524
— reproducción asexual, **524**, **525**
— sexual, **524**, **525**
Muérdago, dispersión de semillas, 346
— nutrición, 132
Muerte de los vegetales a bajas temperaturas, 282
Mugeotia, 454
Múltiples, frutos, 324, **332**, **333**
Musgo, apófisis, 591
— bulbillos, **587**, 593
— célula de la hoja, **60**
— español *(Tillandsia usneoides)*, 163
— estructura, 587
— estructuras gametofíticas, 583, **584**, 587, **589**
— fecundación, 588
— meiosis y formación de las esporas, 593
— multiplicación asexual, 593
— órganos sexuales, **590**
— plantas anteridiales, **563**
— protonema, **587**
— reproducción sexual, 588, **589**
Musgos, 582-593
— diferenciación de tejidos en la cápsula, 592
— esporofito, **589**, **502**
— multiplicación vegetativa, 593
— órdenes, 582
— rasgos vegetativos, 18, **587**, **589**
— verdaderos, 585, 586, **587**, 588, **589-592**

N

α-Naftalenacético, ácido, substancias del crecimiento, 254, **256**, **257**
Nanándrica, 452
Naranja, fruto, **331**, 332
Narcissus, célula, extremo de la raíz, **41**
Nastias, **287**, 288, 289
Nasturtium, tejidos del tallo, **204**, 205
Nectarios, 294, 310, **313**
Nemalion, **486**, **487**, 488
Nemalionales, **486**, **487**, 488
Nephrolepis, epidermis, **625**
Nereocystis, **15**, 470, 474, **475**
Nerium oleander, estoma, **96**
Neurospora sitophila, 512, 532
Neutras, esporas, 472
Neutro, esporangio, 472
Nicotiana, desarrollo del embrión, **675**
Nicotínico, ácido, 262, 365
Nictinastias, 289
Nido de pájaro, hongo, **557**, 559
Nitella, 462
— absorción del cloro, 183
Nitratos, reducción en la síntesis de proteínas, 129
Nitrificación, 179
Nitrobacter, 179
Nitrógeno, uso en los vegetales, 186
Nitrosomonas, 179
Nódulos en las raíces de legumbres, **179**, **181**
Nogal americano, yemas, **194**
— ceniciento, yemas, **193**
Nombres vulgares y nombres científicos de las plantas, 430
Nomenclatura, 428-431
No me toques, fruto, 346
Nostoc, 482
— en los líquenes, 543
Notothylas, 579, **581**
Nucela, óvulo, **297**, **311**, **313**, **319**
Nuclear, membrana, 36
Núcleo de fusión, *Silphium*, **673**
— rasgos generales, 36, **37**, **150**, **151**, **153**
Nucléolos, **35**, 37, **39**, **150**
Nucleoplasma, 35
Núcleos polares, **312**, **313**, **316**
Nucleótidos fosfopiridínicos, 365
Núculas, **329**, 330
Nudo negro de las cerezas y ciruelas, **538**, 539
Nudos y entrenudos, **66**, 192, **194**, **240**
Nutación, 288

O

Ocotilla, **23**
Oedogoniales, 450, **451**, 452
Oedogonium, 450, **451**, 452
Oenothera, 344
Ofioglosales, **619**
— cambium, 619

Escaneado con CamScanner

Ofioglosales, clasificación, 596, 618
— gametofitos, 619
— hongos micorrizas, 619
Olmo, frutos alados, 344
Olor de las flores, 293
Onoclea sensibilis, **17**
— — traqueida, **47**
Oogamia, 436
Oospora, 436
Opérculo, cápsula del musgo, **589**, 591
Ophiobolus fulgidus, ascas, **529**
Ophioglossum, 618, **619**
— posición evolutiva, 619
Opio, 209
Órgano de sujeción, 445
— — — *Fucus*, 476, **477**
— — — *Laminaria*, **475**
— — — *Oedogonium*, 450, **451**
Orquídea, estructura floral, **303**
— tropical, raíces, **135**, **162**
Oscillatoria, **481**, 482
Oscuridad, efecto en el crecimiento, **268**, 270
Osmosis, 169, **170**, 171
Osmunda, sifonostela, **624**
Osmunda claytoniana (helecho de Clayton), **623**, 626
Osmunda regalis (helecho real), **623**, 626
Otoñal, coloración, 61, 62, **63**
Ovario, **295**, 296, **297**
— estructura, 296, **297**
— ínfero, 300
— lirio, **295**, **297**
— supro, 299
Óvulo, estructura, 296, **297**
Óvulos de *Carex*, **311**
— — lirio, **295**, **297**, **314**
— desarrollo, **311**, 312, 313
Oxalacético, ácido, 387
Oxidación, 376
— ácido pirúvico, 383, **384**, **385**, 386-388
Oxidasas, 363, 380
Oxigeno, efecto en las raíces, 141
— liberado en la fotosíntesis, 120
— respiración, 377-382, 386-389
— suministro, 381
— — germinación de las semillas, 352

P

Paisaje carbonífero, **638**
Pájaros, como agentes en la distribución de frutos y semillas, 346
Paleobotánica, 14
Paleozoica, era, **598**, **599**, **638**
Palmeada, venación, **70**, 71
Palmella, 443, **444**
Palmella, estadio de los volvocales unicelulares, **441**
Palmera, 338
Paloverde, **23**
Pallavicinia, **575**, **577**
Pampas, 24
Panaeolus retirugis, **559**
Panaeolus sphinctrinus, **505**
Pandanus, raíces zancos, **162**
Pandorina, 441, **442**
Panícula, 306, **307**
Pan indio, 509
Pantanos, *Sphagnum*, 582
Pantoténico, ácido, 262, 366
Papaína, 209, 363, 374, **375**
Papaveraceae (familia de las amapolas), vasos laticíferos, 208
Papaya, **375**
Parafisis, Ascomicetos, **529**, **530**
— *Fucus*, 477, **478**
— musgo, **590**
— *Nereocystis*, **475**
Paralela, venación, **70**, 71
Parasitismo, 131, 506
Parásitos, 21, 491, 506
— efectos en sus huéspedes, 132
— nutrición, 132
Paraspora, 486
Paratónicos, movimientos, 287-290
Parejas sinápticas, 404
Parénquima, **46**
— floemático, **225**
— limitante, borde y venas de la hoja, **85**
— radio, **225**
— xilematoso, 48
Parietal, placentación, 296, **297**
Parmelia, **541**
Partenocarpia, **256-258**, 320
Partenocarpios, frutos, **256-258**, 320
Partenogénesis, 473
Partenospora, 456
Pascua, lirio de, bulbo, **242**
Pasteur, Luis, 492
Patata, enfermedad de la verruga negra, **520**, 521
— granos de almidón, **369**
— podredumbre seca, 526, 527
— tubérculo, **242**
Patología vegetal, 14, 133, 514-519
Pecíolo, estructura interior, **86**
— hoja, **66**, 68, **86**
Pectato cálcico de los pelos radicales, 176
Pécticas, substancias, 43
Pectinas, 111
Pediastrum, **459**, 460
Pedicelo, **292**, 306
Pedúnculo, 306

Escaneado con CamScanner

Pedúnculo, grano de maíz, **343**
Películas de polvo, efecto de la transpiración, 94
Pelo estaminal, *Tradescantia*, **39**
Pelos epidérmicos, **78**
— radicales, 141, **143-145**, **176**
— — absorción del agua, 175
— — condiciones que afectan al desarrollo, 143
— — crecimiento y desarrollo, 143
— — duración, 144
— — estructura, 142, **176**
— — ósmosis, 176
— — relación con la absorción, **176**
Peludo, hongo, **559**
Pellia, **578**
Penicillium, **535**, 536
Penicillium notatum, 513
Pennales, **467**
Pentarca, disposición del xilema, 156
Pentosas, 108
Pepinillo del diablo, fruto, 346
Pepino, fruto, **60**
Pepónide, 332
Pepsina, 363, 374
Peptidasas, 374
Péptidos, 374
Peptonas, 373
Pera, células pétreas, **50**
Perejil, familia (Umbelíferas), semillas, **337**
Perennes, definición, 198
Perfecta, flor, definición, 293
Periantio, 293
— de la avena, 300
— diferenciación, 301
Pericarpio, estructura, 322
— grano de maíz, **343**
— *Polysiphonia*, **489**
Pericentrales, células, **487**, 489
Periciclo, raíces, **137**, **145**, **155**, **156**, **158**
— tallos, 205
Peridermo, raíces, **145**, 157, **158**, 159
— tallos, 160, **201**, **214**, **220**
— — duración, 161
Perifollo dulce, fruto, **345**
Periginia, **298**, 299-301
— contrapuesta a la hipoginia, 301
Periodicidad del crecimiento, 265, 266
Período de latencia en los movimientos estimulados, 288
Períodos geológicos, **598**
Perispermo, 340
Peristoma, cápsula del musgo, 589, 591
Peritecio, definición, 533
Peritecios, **531**, **532**, **535-537**
— globosos, **536**
— liquen, **542**
Permeabilidad en los pelos radicales de la membrana y absorción, 182
Peronosporales, 526, **527**, **528**
— enfermedad de la planta producida por, 526, **527**
— reproducción asexual, 526, **527**
— — sexual, **528**
Peroxidasa, 363, 380
Pétalos, **292**, **293**
Pétreas, células, 47, **50**.
Petunia, flor, **60**
— pelos epidérmicos, **78**
Peziza, **540**
— ascas y parafisos, **530**
Pezizales, **539**, 540
Phallus ravenelli, **558**
Phaseolus vulgaris, **268** (*véase también* Habichuela)
Phlox, **536**
Phycomyces blakesleeanus, 263, 264
— — ensayos relativos a la vitamina B_1, 264
Phyllactinia, ascas, **529**
Phylloglossum, 605
Physalospora, ascas, **529**
Phytophthora infestans, esporangios, **527**
Picea excelsa, conos, **656**
— — hojas, **653**
Picnidio, Ascomicetos, **532**, 534
Picnios, royas, **550**, 551
Picniosporas, royas, **550**, 551
Pie, *Anthoceros*, esporofito, 580, **581**
— helecho, 632
— *Marchantia*, esporofito, **573**, 575
— musgo, 590
— *Sphagnum*, esporofito, **583**, 585
Pigmentos, Actinomicetos, 501
— hongos, 508
— vegetales, 53-59, **60**, 61-64
— verdes, 55-58, **60**
Píleo, **555**, **556**
Pilularia, 633
Pináceas, 651
Pinada, venación, **70**, 71
Pinas de los helechos, **623**, **626**, **627**
Pinnatífido, borde foliar, **69**
Pino, 651
— anatomía, **160**, **223-225**
— cono aristado, **649**
— — ovulado, **657**
— conos estaminados, **655**
— cotiledones, **664**
— plántulas, **664** (*véase también* Coniferales)
Pínulas de los helechos, **623**, **626**, **627**
Pinus, 651
— hojas, **653** (*véase también* Coniferales)

Escaneado con CamScanner

Pinus aristata, **649**
Pinus laricio, hojas, **653**
Pinus murrayane, 28
Pinus pungens, conos estaminados, **655**
Pinus strobus, cono, **656**
— — hoja, **653**
— — traqueida, **47**
Pinus taeda, 28
Pipa india (*Monotropa uniflora*), **131**, 132
Pirenoides, algas, 438, **441**, **445**, **453**
— Anthoceros, **579**, **580**
— *Cladophora*, 449, **450**
— Clamydomonas, **440**, 441
— *Cosmarium*, **457**
— Hydrodyction, **460**
— *Ulothrix*, **445**, 446-448
— Zignematáceas, **453**, 454
Piridoxina, 262
Pirimidina, 263
Pirrofitas, 438
Pirúvica, oxidasa, 387
Pirúvico, ácido, formación en la respiración, 383, **384**
— — oxidación aeróbica, **385**, 387
— — — anaeróbica, 383, **384**
Pistia sp., raíces secundarias, **136**
Pistiladas, flores, 293, **298**
Pistilo, 292, **293**, **295**
— compuesto, **293**, **295**, 296
— partes, **295**, 296
— sencillo, 295
Pisum sativum (*véase* Guisante)
Pita, 236, **670**
Pivotantes, raíces, **137-140**
Pixidio, **324-325**, 328
Placas cribosas, 48, **50**
Placenta, 296, **297**
Placentación parietal, 296, **297**
Placental, célula, 490
Plagiochasma, poros aeríferos, **570**
Plantago major, raíces, **138**
Planta jarro, **104**, 105
Plantas acaules, 245
— acuáticas, raíces, 164
— de día corto, **277**, 278
— — — largo, **277**, 278
— — follaje perenne, 88
— historia y vida, 595-597
— insectívoras, **104**, **105**
— masculinas enanas, *Oedogonium*, **451**, 452
— vasculares, clasificación, 595, 596
— xerofíticas, **670**
Plántulas, 143, **354-358**
— de nabo, fototropismo, **286**
— pino, **664**
Plaquitas osmófilas, **42**, 43
Plasmática, membrana, 38
Plasmodesmos, **44**, 45
Plasmodio, mixomicetos, 501
Plasmolisis, **173**
Plasmopara viticola, esporangios, **527**
Plastidios, **35**, 38, **39**
Plegada, vernación, 72, **73**
Pleroma, pelos epidérmicos, **78**
Pleurotus ostreatus, **559**
Plumaria, 487
Plúmula, 339, **341**, **342**, **357**
— *Capsella*, **319**
Pluriloculares, esporangios, 471
Poa pratensis, hoja, **83**
Podocarpus, 651
Podospheras, ascas, **529**
Podredumbre parda del melocotón, **540**
— negra de las uvas, 539
— seca de las patatas, 526, **527**
Pogonia ophioglossoides, flor, **303**
Polen, granos de, angiospermas, 294, **295**, **672**
— — — — desarrollo, 308, **309**
— — — — germinación, **309**, **313**, **672**
— — — cicadíneas, **644**
— — — coniferales, **658**, 659, 660, **661**
— — — *Ginkgo*, **646**
— viabilidad, 310
Polinización, agentes, 310
— coniferales, 660, 662
— cruzada, 310
— definición, 309
— herencia, 398
— insectos, 310
— viento, 310
Polipeptidasas, 374
Polipéptidos, 374
Polipetalia, 298
Poliploidía, **417**
Polisacárido, 108
Polisepalia, 298
Polispora, 486
Polo foliar de la planta de terciopelo, *Gynura*, **60**
Polygonatum sp., **241**
Polypodium, 618
— dictiostela, **231**
— haz vascular, **625**
Polypodium polypodioides, **621**
Polypodium virginianum, caracteres vegetativos, **622**
Polypodium vulgare, soro, **626**
Polyporaceae, **556**, 558
Polyporus tsugi, **556**
Polysiphonia, **487-489**
— pericarpio, 490
Polytrichum, plantas anteridiales, **563**

Escaneado con CamScanner

Polytrichum commune, **16**, **589**
Pomo (manzana), **330**
Porella, **578**
Poria albobrunnea, basidiocarpio, 554
Poricida, dehiscencia, **324-325**, 326
Porogamia, angiospermas, 673
Poros de agua, 101
Portulaca, cápsula, **324**, 326
Postmaturatorias, semillas, 350
Potasio, uso en los vegetales, 186
Potómetro, **90-91**
Praderas, 24
Presión atmosférica y ascensión de la savia, 237
— de la membrana, 172
— — turgencia, 172
— osmótica, 169-171
— radical, 235, 236
Presiones del tallo, 236
Primarias, raíces, 136, **143**, **354-358**
Primario, floema, raíces, **145**, **155**, 156
— — tallos, 147, 148, **201**, **203**, **204**
— meristemo, 250
— xilema, raíces, **145**, **155**, 156, **153**, **160**
— — tallos, **201**, 202, **203**, **204**
Primordial, meristemo del tallo, **200**, **250**
Primordios, hojas, **67**, **200**, **250**
— partes florales, **305**
— raíces, **137**
Procambium, raíces, **145**, **146**, 147
— tallos, 199, **201**
Productoras de semillas, 635
Proembrión, angiospermas, 318, **319**, **674**, **675**
— *Ginkgo*, **646**
Profase, 149, **150**, **153**
Prom·eristemo, raíces, **145**, **146**
— tallos, **67**, 199, **200**, **250**
Pronuba, mariposa, polinización de la *Yucca*, 311
Propágulos, hepáticas, **569**, 570
— Saprolegniales, **521**
Propolis faginea, ascas y parafisos, **529**
Proporciones, herencia, 413
— guisantes, 407-408
— modificadas, 413
Protálicas, células, Coniferales, **661**, 662
Prótalos de helecho, **629**
Proteínas, digestión, 373
— importancia, 112
— naturaleza química, 112
— reacciones coloreadas, 113
— semillas, 340
— síntesis, 128, 129
Proteinasas, 374
Proteosas, 373
Proterozoica, era, **598**
Protococcus, 446, **447**, 448
— líquenes, **542**
Protodermo, raíces, **145**, **146**, 147
— tallos, 199, **201**
Protofloema, raíces, 147, 156
— tallos, 208
Protonema de los musgos, 582, **587**, 588
Protoplasma, crecimiento, 35
— diferenciación, 35
— irritabilidad, 35
— membranas, 38
— propiedades físicas y químicas, 34
— — fisiológicas, 34
Protoplasmático, factor, efecto en la fotosíntesis, 124
Protoplasto, 34, 38, **39**, 40-43
— estructura, 35, **39**
Protostela, 228, **230**, **231**
— con disposición radial, **155**, **156**, 157
— helecho, **624**
— raíces, **155**, **156**, 157
Protoxilema, raíces, 147, 154, **155**, **156**
— tallos, **203**, **204**, **207**
Prunus avium, **221**
Prunus serrulata, carpelos conduplicados, **671**
Pseudopodo, *Sphagnum*, **583**, 585
Pseudotsuga taxifolia, **18**, 651, **653**, **656**
Psilocybe cubensis, **560**
Psilofitales, 595
Psilópsidas, 595, 599, **600**, 601
Psilotales, 595
Psilotum, **600**, 601
— distribución, 600
— esporangios, **600**, 601
— esporofitos, **600**, 601
— gametofitos, 601
— hábito de crecimiento, 600, 601
— hongo micorriza, 601
Pteridophyta, 421, 422
Pteridospermas, 423, 426, **595**, **599**, 637, **638**, 639
Pteris, clasificación, 618
— embrión, **631**
— pina y soro, **626**
— sección de la hoja, **625**
— — del tallo, **625**
Pterópsidas, 596, 618
Puccinia graminis, **549**, **550**, 551
Pulque, 236
Pulverulentos, mildius, **536**, 537
Puntas de raíces, **146**
Punteados, vasos, 48, **49**, **207**
Puntos críticos de la temperatura para el crecimiento, 280
— de crecimiento de las plantas, 249

Escaneado con CamScanner

Puntuaciones rebordeadas, 43, **47**, 223, **224**, **225**
— sencillas, 43
Putrefacción, 496
Pyronema, reproducción sexual y asexual, **530**
Pyronema confluens, **530**, 531
Pythiopsis, **521**

Q

Quercetina, 61
Quercus muhlenbergii, secciones de la madera, **219**
Quercus suber, corcho, 221
Quercus tinctoria, 61
Quercus virginiana, encina, **163**
Quilla de la flor del guisante, **323**
Quimiosíntesis, 114
Quitina en la membrana de la célula bacteriana, 494

R

Racimo, 306, **307**
Radiación, absorción por las plantas, 92, 118
— calidad y crecimiento, **274**, **275**, 276
— duración y crecimiento, fotoperiodicidad, 276, **277**, 278
— efecto, formación de antocianinas, 60
— — transpiración, 90
— importancia, 267
— infrarroja, 118
— intensidad y crecimiento, 271, **272**, 273
— ultravioleta, 118
— variabilidad, 268
Radial, simetría, **292**, 297
Radícula, 339, **341**, **342**
— *Capsella*, embrión, **319**
Radio de la flor de girasol, **302**
Radios leñosos, 212, **216**, **217**, **223**, **224**
— medulares, 200, **201**, **204**, 208
Rafe, diatomeas, 468
— semillas, 338, **341**, **342**
Rafinosa, 109
Raíces, 135-164
— absorción y transporte, 160
— adventicias, 136, 137, **138**, **358**
— aéreas, **135**, **162**
— almacenamiento, 160, 161
— anatomía, **145**, 154, **155-158**, 159
— arracimadas, 138, **139**
— características generales, 135-148
— carnosas, 138, **139**
— cilindro vascular, **145**, 154
Raíces, córtex, **145**, **155**, **156**, **158**
— crecimiento, 138-141, **147**
— — dirección y extensión, 138-141
— de apoyo, **162**, 163
— división celular, 148, **149**, **150**, **153**, **154**
— efectos sobre el suelo, 181
— endodermis, **145**, **155**, **156**, **158**
— especializadas, 161, **162**, **163**
— estelares, **155**, **156**, 157
— fibrosas o fasciculadas, 136, 137, **140**
— fijación, 160
— fototropismo, 139
— funciones, 160-164
— geotropismo, 139, **287**, 289
— haustorios, 164
— helechos, **622**, **623**
— hidrotrópicas, 141
— liberación del CO_2 por las, 181
— metaxilema, 154, **155**, **156**
— periciclo, **137**, **145**, **155**, **156**, **158**
— peridermo, **145**, **158**, **159**
— pivotantes, 136, **138-140**
— plantas parásitas, 164
— primarias, 136, **143**, **354-358**
— protoxilema, 147, **155**, **156**
— rasgos distintivos, 135, 136
— región de crecimiento, **147**
— regiones, 144, **145**, 146
— reproducción, 161
— secundarias o laterales, **136**, **137**
— tejidos primarios, **145**, 148, **155**, 156, 157
— — secundarios, **145**, 148, 157, **158**, 159
— termotropismo, 139
— tipos, 136-138
— trepadoras, **163**, 164
— vitaminas que requieren, 262-264
— zancos, **162**
— zonas, **145**, 146-148
Ramento del helecho, 621
Ramificación, delicuescente, 196
— dicótoma, *Dictyota*, **474**
— — *Fucus*, **476**
— — *Psilotum*, **600**
— fluyente, 196, **197**
— hepática, **564**, 565, **566**
— monopodial, **194**, 197
— simpodial, 194, 197, 198
Ranunculus, 296
— raíz, **155**
Raquis, hojas compuestas, **71**, 72
— inflorescencia, 305
Rasgo hereditario, dominante, 398
— — recesivo, 398
Rastrero, pino, 603
Razas fisiológicas de las royas, 552
Rayos X, efecto en las plantas, 276
Real, helecho, *Osmunda regalis*, **623**, 626

Escaneado con CamScanner

Rebordeadas, puntuaciones, 43, **47**, **224**, **225**
Receptáculo, flor, **292**
— *Fucus*, 477, **478**
— *Marchantia*, **569**, 571
Recesivo, gene, carácter, 398
Reclinada, vernación, 72, **73**
Recolección del cáñamo, **189**
Recubiertas, yemas, 191
Regiones formativas, 249-251
Regulación del protoplasma, 35
Reino vegetal, clasificación, 422-428
Relaciones energéticas en la respiración, 388
Remolacha, almacenamiento de las raíces, **139**, 161
Renina, 364
Reposo, células de, 483
Reproducción, algas verdeazuladas, 483
— — pardas, 472
— — rojas, 483-486
— — verdes, 438
— angiospermas, 308-320, 671-677
— Antocerotas, 579-582
— asexual (*véase* en los grupos específicos o géneros)
— bacterias, 494
— briales, 585-593
— Carales, 462, 463
— Cicadales, 640-644
— Coniferales, 654-665
— Crisofitas, 463, 464
— *Ectocarpus*, 472, 473
— *Equisetum*, 615-617
— floral, 308-320
— *Fucus*, 476-479
— Ginkgoales, 645
— Gnetales, 665-668
— helechos, 626-632
— — heterospóreos, 633, 634
— hongos, 509-512
— importancia en la herencia, 402
— *Licopodium*, 603, 604
— líquenes, 544
— Marcanciáceas, 570-576
— mediante las raíces, 161
— — los tallos, 245
— Mixomicetos, 502, 503
— protoplasma, 34
— *Riccia*, 566, 567
— *Selaginella*, 607-612
— *Sphagnum*, 583-585
— Yungermaniales, **577**, **578**
Resinífera, célula, **225**
Resinífero, conducto, 223, **224**
Resistencia invernal, 97
Respiración, 376-390
— aeróbica, o con oxígeno, 377, 386-388
Respiración anaeróbica, o fermentación, 377, 382-386
— — relaciones energéticas, 388
— definición, 376
— en las semillas, 352
— factores que afectan su intesidad, 379-382
— glicolisis, 383
— intercambio gaseoso, 377
— localización en los vegetales, 377
— oxidación del ácido pirúvico, **385**, **387**
— substancias utilizadas, 378
Respiratorios, enzimas, 379
Reticulado, vaso, **207**
Retículo nuclear, 36
Revoluta, vernación, 72, **73**
Rhizobium, 180
Rhizopus nigricans, **523**, 524
Riboflavina, 262, 365
Riccia, 566-568
— caracteres vegetativos, **566**
— ciclo vital, 568
— esporofito, **567**
— gametofito, **566**, **567**
— órganos reproductores, **567**, **571**
Riccia fluitans, **566**, 567
Riccia natans, **566**
Ricino, germinación, **357**
— plántulas, **357**, **358**, 359
— raíces primarias, **357**
— — secundarias, **357**
— semillas, **337**, **342**
— tejidos primarios de los tallos, **204**
Ricinus communis (*véase* Ricino)
Rivularia, 481
— en los líquenes, 543
Rizóforos, *Selaginella*, 607, **608**
Rizoides, hepáticos, 565, **566**, **569**, **570**
— hongos, 523
— musgos, 585, **589**
— *Sphagnum*, **583**
— Yungermaniales, **577**
Rizoma, **240**, **241**
— *Equisetum*, **614**
— helechos, **622**, **623**
— — *Marsilea*, **632**
Rizomorfos, 607
Roble, secciones de tallos, **217**
— flor y fruto, **329**
— marchitez, 539
Roccella tinctoria, 544
Rociamiento, **517**, 518
Rodofitas, 483, 484, **485-489**, 490
Rojas, algas, 483, **485**
— — reproducción asexual, 485
— — — sexual, 484, **487-489**
Rojos, pigmentos, **60**

Escaneado con CamScanner

Rosoli, 105
— tentáculos, 105
Rotación de cultivos y método de combatir ciertas enfermedades, 515
Roya, manzano, 552, **553**
— pino blanco, **553**
— trigo, **549**, **550**, 551
Royas, **549**, **550**, 551, 552, **553**
— basidiosporas, **550**, 552
— ecídicas, **549**, **550**, 551, 552, **553**
— ecidiosporas, **550**, 551
— estadio telial, **549**, **550**, 551, 552, **553**
— heteroicas, **549**, **550**, **553**
— picniosporas, **550**, 551
— razas fisiológicas, 552
— somatogamia, 551
— teliosporas, **550**, 551
— uredosporas, **550**, 551
Rusco, filocladios, **243**, 245
Ruscus sp., filocladios, **243**, 244

S

Sacarasa, 369
Sacaromicetales, **533**, 534
Sacarosa, 109
— digestión, 368
— formación en las hojas, 121
Saccharomyces, **533**
Saccharum officinarum, **20**
Sachs, Julius, 238
Saco embrionario, **313**, 317, **319**
— protoplasmático, 512
Sacos polínicos, **292**, 294, 295
Sagittaria, desarrollo del embrión, **676**
Saguaro sp., 22, **244**
Sales, inorgánicas, absorción, 173, 177-184
Salix, secciones de raíces, **158**
Salvia escarlata, efectos de la duración del día, 277
Salvia splendens, efectos de la duración del día, **277**, 278
Salvinia, **632**
Sámaras, **326**, **327**, 329
Saneamiento, para el control de enfermedades, 515
Sangría, 235
Sanguinaria canadensis (sanguinaria silvestre), látex, 210
Saprobio, 502
Saprofitismo, 131
Saprófito, 131, 491, 50[illegible]
— nutrición, 132
Saprolegnia, **521**
Saprolegniales, 520, **521**, 522
— reproducción asexual, **521**, 522
— — sexual, **521**, 522
Sarcina, **493**
Sargassum, 470, **476**
Sargazos, mar, 470
Sarracenia purpurea, **104**
Sarraceno, trigo, flor y fruto, **325**, **326**, **328**
Sassafras, 294
Sauce, raíces adventicias, **138**
— partes florales, **298**, 300
Savia, ascencion en el tallo, 236-239
— derrame por los arces, 236
Scenedesmus, **459**
Schleiden, M. J., 34
Schwann, T., 34
Sección del tallo, *Clintonia*, **227**
— — — monocotiledóneas, **227**
Secos, frutos, **223-229**.
Secundarias, raíces, **136**, **137**
Secundario, meristemo, 250
Secundarios, tejidos, definición, 157
— — raíces, **145**, 148, 157, **158**, 159
— — tallos de dicotiledóneas, 210-212, 213, 214, 215-222
— — zona en las raíces, **145**, 148
Sedum, hojas especializadas, 101
Segregación de los genes, **403**, 405, **410**
Selaginelales, 596, **606-610**, 611, 612
Selaginella, **606-610**, 611, 612
— anatomía vascular, **607**
— células apicales, 607, **610**
— conos, **608**, **609**
— desarrollo del embrión, 612
— distribución, 606
— esporofitos, **606**, 607, **608**, **609**, 612
— estróbilos, esporangios y esporas, 607 **609**
— estructuras gametofíticas, 609, **610**
— fecundación, 612
— hábito de crecimiento, **606**
— lígula, 607, **610**
— macrosporas y microsporas, **609**
— reproducción sexual, 609, **610**
— rizomorfos (rizóforos), 607
— suspensor, 612
Selaginella krausiana, **608**
Selaginella mortensii, **608**
Sello de Salomón, rizoma, **241**
Semilla, cubierta seminal, 338, **341**, **342**, **357**
— — — impermeabilidad, 349
— definición, 319, 320
— germinación, 351, 352, **354**, **355**, **357**, **358**
— — diferida, 349
— plantas con, características generales, 19
— — — clasificación, 635-638
— — — conos, **638**, 657-659
— — — distribución, 635-638
— — — estructura, 636
— — — fósiles, **638**, 639, **640**

Escaneado con CamScanner

Semilla, plantas con, parásitos, **131**
— — — partes, 29, **30**, 31, 32
— tratamiento, 516
(*Véase también* Angiospermas; Dicotiledóneas; Gimnospermas; Monocotiledóneas)
Semillas, 336, **337**, 338-340, **341**, **342**, 343-356
— abeto del Canadá, **345**
— aladas, 344, **345**
— alimento almacenado, 339
— caracteres generales, 33, 338
— cicadíneas, 644
— Coniferales, 662, 663
— desarrollo en las angiospermas, 320
— diseminación (dispersión), 344, **345**, 346
— embrión, 339, **341-343**
— endospermo, 339-343
— estructura, 338-340, **341**, **342**
— formación, 318
— germinación, 351-356
— importancia económica, 336, **337**
— judía común, **341**
— letargo, 348-351
— longevidad, 347
— maíz, 342, **343**
— para la obtención de aceites vegetales, 336, **337**
— partes, 339
— postmaturatorias, 350
— ricino, **342**
— sensibles, luz en las, 353
— tipos, 341-343
— viabilidad (vitalidad), 347
Semipermeable, membrana, 168
Sencilla, hoja, **69**, 72
Sencillas, puntuaciones, 43
Sencillo, pistilo, 295
Seno de las desmidias, **457**
Sensitiva, planta, **287**, 289
Sépalos, **292**, **293**
Septicida, dehiscencia, **324-325**, 328
Septífraga, dehiscencia, **324-325**, 328
Sequía, variedades resistentes, efecto de los coloides hidrófilos, 97
Sequoia, **647**, **648**, 651, **652**
— célula resinífera, **225**
Sequoia gigantea, **28**, **648**, **652**
Sésiles, hojas, 70
Seta, cápsula del musgo, 590
Sfenofilales, **595**, 596, 613, **638**
Sfenópsidas, 595, 596, **611-617**, 618
Siconio, 334
Sifonales, 461
Sifonostela, anfifloemática, 229, **230**, **231**
— ectofloemática, 229, **230**, **231**
Sigillaria, 602
Silicua de la bolsa de pastor, **324**, 328
Silícula, **324-325**, 328
Silphium, gametofitos, **672**, **673**
Silphium laciniatum, disposición de las hojas, 76
Simetría bilateral, flores, **298**, **302**
— floral, 296-299, 302
— radial, flores, **292**, 297, 302
Simiente, 506
Simpétalas, 301
Simpetalia, 298
Simples, frutos, **323-331**, 332
Simpódica, ramificación, **194**, 197, **198**
Sinapsis de los cromosomas, 395
Sincarpia, 298
Sinérgidas, **312**, **313**, **316**
— angiospermas, **673**, **674**
Singamia, definición, 314
Singenesia, 298
Sin semillas, frutos, **256-258**, 320
Sinsepalia, 298
Síntesis, grasas y aceites, 126-128
— hidratos de carbono, 115-126
— proteínas, 128, 129
Sistemas radicales, extensión, 142
Smilax, sección de la raíz, **156**
— zarcillos, **102**, 103
Soja, cualidad de la luz, 253, 273, **275**
— efecto de la intensidad de la luz, **272**
— semillas, **337**
Solanina, 375
Solanum, 294
Solanum eleagnifolium, solanina, 375
Solución de substancias disueltas, naturaleza, 168
Soluto, difusión, 168
Somatogamia, definición, 533
— royas, 551
Sonora, desierto de, **23**
Soredios, 544
Soros, helechos, **626**
— *Marsilea*, **633**
— royas, **550**
Sorosporium everhartii, **546**
«Species Plantarum», por Linneo, **419**, **428**
Sphaerocarpus, **578**
Sphagnum, caracteres estructurales, 582, **585**, **586**
— — reproductivos, 584, **586**
— — vegetativos, **583**, **586**
— estructuras esporofíticas, 584, 585
— — gametofíticas, 583, 584
— pseudopodio, **584**, 585
Sphenophyllum, **595**, **638**
Spirillum, **493**
Spirogyra, 40, **453**, 454-456
Spirulina, **480**

Escaneado con CamScanner

Staphylea, fruto, 344, **345**
Staurastrum, **455**
Stipa, fruto, **345**
Strasburger, E., 433
Streptomyces sp., conidióforo, **500**
Streptomyces griseus, 501, 514
Stypocaulon, célula, **35**
Suaeda moquini, 23
Suberina, 44
Suberoso, cambium, raíces, 159
— — tallos, **201**, **221**
Submínimas, temperaturas, 281-283
Substancias del crecimiento, 254, 255, **256-261**
— — — mecanismo de acción, 260
— ergásticas, 42
— inorgánicas, absorción, 173, 174, 177-188
— — — factores que la afectan, 182-184
— — — — — — — concentración relativa, 183
— — — gradiente de concentración descendiente, 183
— — — por las plantas vasculares, 177, 179
— — — — los vegetales inferiores, 173, 174
— — estado en el suelo, 178, 179
— — iones, 178
— — necesarias para los vegetales, 177
— — utilización por las plantas, 185-188
— pécticas, 43
— tóxicas, efecto en la respiración, 382
Substrato, 507
Subterráneos, tallos, 240-244
Sucesión vegetal, 21
Suelo, abonos, 184
— agua, 174-177
— — capilar, 175
— — gravitacional, 175
— anhídrido carbónico, 181
— amonización, 179
— bacterias y fertilidad, 496
— capacidad del terreno, 175
— coeficiente de marchitez, 175
— coloides, 178
— crecimiento de las raíces, 141
— desnitrificación, 180
— efecto de las raíces, 181
— estado, sales inorgánicas, 178, 179
— factores y transpiración, 93
— fijación del nitrógeno, 180
— gases, 174
— humedad higroscópica, 175
— nitrificación, 127
— organismos, 174, 496
— partículas, 174
— porcentaje de marchitez permanente, 175
Suelo, solución, 175
Sueño, movimientos de, 289
Supramáximas, temperaturas, 281
Supro, ovario, 299
Suspensor, angiospermas, 317, **319**, **674**, **675**
— Coniferales, 662, **663**
— *Lycopodium*, 604, 605
— *Rhizopus*, 524
Sutura del fruto, 324
Symphyogyna, **577**
Synchytrium decipiens, **519**
Synchytrium endobioticum, **520**

T

2,5-5-T (ácido 2,4-5-triclorofenoxiacético), 260
Tabaco embrión, **675**
— plantación, **65**
Tafrinales, **530**, 535
Takadiastasa, 370
Talos, Anthoceros, **579-581**, 582
— definición, 15
— helechos, **629**
— *Marchantia*, 568, **569**, **570**
— musgo, **587-589**
— *Riccia*, **566**, 567
— *Sphagnum*, 583-586
— Yungermaniales, **515**, 576, **577**, **578**
Tallos, 189-245
— aéreos, 244, 245
— alargamiento, 190, **191**
— — región, **191**
— albura y duramen, **217**, 218-220
— anatomía, 199-233
— anillo anual, 215, **217**
— ascensión de la savia, 236-239
— características generales, 31, 189-198
— — propias, 189
— columnares, **196**
— conducción del alimento, 239
— corteza y madera, 222
— córtex, 200, **201**, **203**, 204, **213**
— crecimiento monopodial, **194**, 197, 198
— — simpodial, **194**, 197, 198
— delicuescentes, **196**
— dicotiledóneas, anatomía, 199, **200-201**
— — origen de los tejidos, 199
— — — — — — primarios, **201**, 202
— — — — — — secundarios, 210-212, **213**, **214**, 215-222
— endodermis, **204**
— especializados, **240-244**, 245
— estelas, 228, **230**, **231**, 232
— exudación, 235
— fisiología, 233-240
— fluyente, 196, **197**

Escaneado con CamScanner

Tallos, funciones, 233-240
— geotropismo, **287**, 289, 290
— gimnospermas, anatomía, 222, **223-225**
— helechos, 621, **622**
— leño de primavera y de verano, 215
— monocotiledóneas, anatomía, 223, 226, **227-229**
— nudos y entrenudos, 192, **194**
— origen y crecimiento, 190
— postrados, 244
— radios leñosos, 212
— rastreros, 244
— región de crecimiento, 190, **191**
— señales exteriores, **193**, **194**
— subterráneos, **240**, 241, 242
— tamaño y forma, 195, 196
— trepadores, **243**, 244
— volubles, 244
— yemas, 190-192, **193**, **194**
Tapete, antera, **295**
— esporangio de helecho, 629
Taphrina deformans, **530**, 533, 535
Taxáceas, 651
Taxias, 289
Taxodium, **650**, 651
— madera, **225**
Taxodium distichum, **650**
Taxodium mucronatum (frontispicio)
Taxon, 429
Taxonomía, 14
Taxus, **650**, 651
Taxus canadensis, 651
Tegumentos, **297**, **311**, 313, 319
Tejidos, complejos, **46**, **47**, **49**, **50**
— del tallo en sección transversal, radial y tangencial, **216**, **219**
— meristemáticos, 46
— primarios, raíces, **145**, 148, 154, **155**, 156
— — tallos de dicotiledóneas, **201**, 202, **203**, **204**, 205-210
— secundarios, raíces, **145**, 148, 157, **158**, 159
— — tallos de dicotiledóneas, 210-212, **213**, **214**, 215-222
— sistemas, 49-51
— tipos, 45, **46-50**
— transpiración, capacidad de retención del agua, 96, 97
— vasculares, 200 (*véase también* Anatomía)
Teliosporas, royas, **550**, 551
— tizones, 545, **546-548**
Telofase, división nuclear, **151**, 152, **153**
Temperatura, ámbito y duración de la vida, 279
— baja, causa de muerte, 282
Temperatura, congelación, efecto en las plantas, 282, 283
— de intensidad máxima, 281
— efecto en la fotosíntesis, 122
— — — — germinación, 352
— — sobre el crecimiento, 279-284
— — — la respiración, 380
— — — — transpiración, 93
— efectos formativos, 283
— endurecimiento, 283
— submínima, 281
— supramáxima, 281
Teoría de la cohesión, ascensión de la savia, 238
— homóloga, 434
Terminales, yemas, 192, **193**
Termonastias, 289
Termotropismo de las raíces, 139
Terrero, pino, 603
Testa, 338
Tétanos, bacterias del, **491**
Tetracera, tubos cribosos, **50**
Tétrada cromosómica, 395
— de cromátidas, 395
Tetrarca, disposición del xilema, 156, **160**, 229
Tetraspora, 443, **444**
Tetrasporales, 443, **444**
Tetrasporas, 489
Tetrasporofitos, 489
Thallophyta, grupo taxonómico, 421
Thuja, 651
Tiamina, 262, 263
Tiazol, 263
Tiempo útil de los movimientos estimulados, 288
Tilia, estela, **231**
— secciones de tallos, **217**
Tiliaceae, 298
Tílides, **215**, 218
Tillandsia usneoides, musgo español, **163**, 164
Tilletia foetens, **548**
Tilletia tritici, **548**
Tinea capitis, **514**
Tiña del cuero cabelludo, **514**
Tippo, Osvaldo, 421
Tirosinasa, 363, 380
Tizones, 545, **546-548**
Tmesipteris, 600, 601
α-Tocoferol, 262
Tomate, fruto, **331**, 332
— — partenocárpico, 256
— amarillo, fruto, **60**
Tonoplasto, **39**, 42
Tornasol, 544
Torus, puntuación rebordeada, **225**

Escaneado con CamScanner

Tóxicas, substancias, efecto en la respiración, 382
Toxylon pomiferum, árbol americano, 245, 334
TPN (trifosfonucleótido), 365
Tradescantia, pelo estaminal, **39**
Tradescantia fluminensis, 59
Tradescantia zebrina, alargamiento del tallo, **191**
Trampas para insectos, **104**, **105**
Transpiración, 88, **89**, **90**, 91-101
— cantidad, 98
— cuticular, 89
— definición, 88
— efecto refrescante, 99
— — en la edad y madurez de la planta, 97
— estomática, 89
— ¿es útil o perjudicial para la planta?, **99**
— factores que afectan la intensidad, externos, 90
— — — — — — internos, 94
— métodos de medición, **89**, **90**
— pérdida de peso, **89**
— relación con la evaporación, 90
— y absorción de substancias inorgánicas, 100
Traqueidas, **47**, 48, **224**, **225**
Traqueofitos, 421, 425, 595
Traza, elementos, 178
Trazas foliares, 229
Trébol rojo, sistema radical, **140**
Trehalosa, 109
Trepadoras, raíces, **163**, 164
Trepadores, tallos, **243**, 244
— — mediante raíces, 244
— — — zarcillos, **243**, 244
Triarca, disposición del xilema, 156, 229
Tricógino, algas rojas, 485, **487**
— Ascomicetos, 531
— *Pyronema*, **530**
Trifosfonucleótido (TPN), 365
Trigo, anatomía de los tallos, 226, **227**
— cosecha en Pensilvania, **361**
— efecto de la oscuridad, **268**
— embrión, **675**
— granos, **326-327**, **337**
— roya, **549**, 550, **551**
— sarraceno, flor y fruto, **325**, **326**, **328**
— sistema radical, **140**
— tizón maloliente, **548**
Trinomial, 430
Trisacárido, 108
Triticum sativum, efecto de la oscuridad, 268
— granos, **337**
Troncos fósiles, **647**
Tropaeolum, endodermis, 205
Tropismos, **286**, 289, 290
Trufas, 541
Tschermak, E., 391
Tsuga, 651
Tsuga canadensis, ramificación fluyente, **197**
Tuber, género de trufas, 542
Tuberales, 541
Tubérculo, **240**, **241**, 242
Tubo floral, 299
— célula del, Coniferales, **661**
— germinativo, hongos, 507
Tubos cribosos, 48, **50**
— — gimnospermas, **225**
— embrionales, Coniferales, 664
Tuckahoe, 509
Tule, árbol de (frontispicio)
Tulipanes, **291**
Tundra, 22
Tunicado, bulbo, **242**
Turgencia, movimiento de, 286

U

Ulothrix, **445**, 446-448
Ulotricales, **445-447**
Ultravioleta, radiación, 118
— efecto en las plantas, 276
Ulvales, 448
Umbela, 306, **307**
Uniloculares, esporangios, 471
Ureasa, **363**, 374
Uredinales, **549**, **550**, 551, 552, **553**
Uredinio, royas, **550**, 551
Uredosporas, royas, **550**, 551
Urocystis agropyri, **546**
Ustilaginales, 545, **546-548**
Ustilago avenae, **548**
Ustilago tritici, 547, **548**
Ustilago zeae, 546, **547**
Uvas, podredumbre negra, 403

V

Vaccinium, 294
Vacunas, en las enfermedades de las plantas, 518
Vacuolas, acuosas, **39**, 41, 42
— oleosas, 41
Vaina del guisante, **323**
Vainas foliares, hojas, flor de gramínea, **69**, 70
Vainilla, puntas de raíces, **146**
Valonia, **461**, 462
Valvas, diatomeas, 467
— frutos, 324
Vara de San José, 344, **345**

Escaneado con CamScanner

Vascular, cambium, raíces, **145**, **155**, 157, 158
— — tallos, **201**, **203**, **204**, **211**
Vasculares, haces, cicatrices, **193**, 194
— — dicotiledóneas, **201**, **203**, **204**, 205-208
— — monocotiledóneas, 226, **227-229**
— — tipos, **233**
— plantas, 595, 596
— — grupos inferiores, 595-634
— — — superiores, 635-677
— — historia vital, 595-598
— — subdivisiones, 595, 596
— tejidos (*véase* Anatomía)
Vaso escaliforme, 48, **49**, **207**
— punteado, 207
Vasos, anillados, 48, **49**
— anulares, 48, **49**
— clases de, 48, **49**
— escalariformes, 48, **49**
— espiralados, 48, **49**, **207**
— laticíferos, 208
— punteados, 48, **49**, **207**
Vástagos, 245
Vaucheria, filamento cenocítico, 464, **465**, 466
Vegetación hidrofítica, **22**
Vegetales, autofecundación, 405
— autopolinización, 405
— autotróficos, 114
— carentes de clorofila, alimentación, 130-133
— cruzamiento, 398
— distribución sobre la superficie terrestre, 19-29
— en la historia y la civilización, 12
— — — literatura, el arte, la música, 13
— fotosintéticos, 114
— heterotróficos, 114
— importancia económica, 11, 12
— — en el hombre, 11-13
— quimiosintéticos, 114
— tipos, 14-19
— — en relación con el metabolismo, 114
Velamen, 163
Velo del sombrerillo, **555**, 556
Vellosos, mildius, 526, **527**, 528
Vena media, 71
Venación, palmeada, **70**, 71
— paralela, **70**, 71
— pinada, **70**, 71
— reticulada, **70**, 71
Venas de las hojas, **70**, **77**, 84, **85**
Venturia inaequalis, **532**, **538**
Verbascum thapsus, pelos epidérmicos, **78**
Verdeazuladas, algas, 479, **480**, **481**, 482
Vernación, 72, **73**
Verruga de corona de la alfalfa, 521
Verruga negra de la patata, **520**, 521
Versátil, antera, **292**, 294
Viabilidad de las semillas, 347-351
Vibrio, 493
Viburnum, fruto, 331
Vicia faba, 270
Victoria regia, hojas flotantes, **76**
Vid, crecimiento del tallo, **243**
Viento, polinización, 310
Vilano, diente de león, **302**
— girasol, **302**
Virus, **497-499**
— cristalizados, **498**, **499**
— del mosaico de la lechuga, **499**
— — — del tabaco, **498**
— enfermedades, **497**, 498
— filtrables, 498
— mandra necrótica del cerezo agrio, **497**
Vitalidad de las semillas, 347, 348
Vitamina B_1 y raíces de crecimiento, 262, 263
Vitaminas, 261-264
— A hasta P, 262
— funciones, 264
— métodos para determinar la cantidad, 264
Vitis sp., zarcillos, **243**
Volubles, 244
— tallos de soja, **275**, 276
Volva, **556**, 558
Volvocales, **440-443**
Volvox, **435**, 441, 442, **443**

W

Welwitschia, 665, **666**
Welwitschia mirabilis, **666**
White, Orland, E., 407
Wolffia, 668

X

Xanthium, letargo de las semillas, 394
Xantofilas, 58
Xantoproteico, ácido, reacción, 113
Xerofitas, 285, 420, **670**
Xilema, elementos en tallos de gimnospermas, **225**
— primario, raíces, **145**, **155**, 156, **158**, **160**
— — tallos, **201**, **203**, **304**, 206, **207**
— radios, 212
— secundario, raíces, **145**, 157, **158**, **160**, 212
— — tallos de dicotiledóneas, **201**, **213**, **214**, 218
— tipos de células, 48, **49**

Escaneado con CamScanner

Xilema, venas de la hoja, **77**, 84, 85
Xylaria polymorpha, **538**

Y

Yemas, accesorias, 192, **193**
— adventicias, **103**, 192
— arce plateado, **193**
— axilares, **66**, 192, **193**
— castaño de Indias, **193**, **194**
— desnudas, 191
— durmientes y activas, 191
— escamas, 190, **193**, **194**
— florales y frutales, 191
— foliares o vegetativas, 191, **194**
— laterales, 192, **193**
— nogal americano, **194**
— — ceniciento, **193**
— recubiertas o protegidas, 191
— supernumerarias, 192, **193**
— terminales, 192, **193**, **194**
— tallos, 190-192, **193**, **194**
Yucca, cápsula, **324-325**, 328
— flores, polinización, 309
Yungermaniales, **575**, 576, **577**, **578**
— caracteres vegetativos, **575**, **577**
— clasificación, 576
— estructura esporofítica, 578
— — gametofítica, 577, 578
— reproducción sexual, **577**, **578**

Z

Zamia, 641, **642**, **643**
— conos, **642**, **643**
(*Véase también* Cicadales)
Zamia floridana, cono ovulado, **643**
Zamia portoricensis, conos estaminados, **643**
Zanahoria, familia de la, **328**
Zanahorias, efectos de la cualidad de la radiación, **274**
Zanardinia, 473, **474**
Zancos, raíces, **162**
Zarcillos, **102**, 103, **243**
Zarzamora, fruto, **332**, **333**
Zea mays, anatomía de los tallos, 226, **227**, 228, **229**
— — estela, **231**
— — grano, **337**, **343**
(*Véase también* Maíz)
Zeaxantol (zeaxantina), 58
Zeína, 112
Zinnia, preparación para la hibridización, **391**
Zona de los pelos radicales, **143**, **145**
Zoosporangio, descripción, 439, 451, 464
(*Véase también* Algas; Hongos)
Zoosporas, algas, 437-439, **445**, **465**
— definición, 439
— hongos, 511, **519**, 520, **521**
Zygnema, 40, **453**, 454-456
Zygnematales, **453**, 454-459

Escaneado con CamScanner

Escaneado con CamScanner

Escaneado con CamScanner

C.E.P. Nuestra Sra. de la Paz
BIBLIOTECA
Tacna 250 Magdalena

Escrib

Escaneado con CamScanner

UN LIBRO MUY IMPORTANTE

PRINCIPIOS DE GENETICA

por *Sinnot, Dunn y Dobzhansky*

Una revisión muy completa y modernizada del libro de texto superior básico sobre genética. En el presente libro damos especial importancia a los principios elementales, pero al mismo tiempo hacemos que el estudiante se dé cuenta del gran número de problemas planteados por las investigaciones recientes. Damos mayor realce que antes a los aspectos bioquímicos y a la genética de los microorganismos en general. También hemos ampliado considerablemente nuestra exposición de la herencia humana.

Muchos de los cambios de punto de vista operados en la historia reciente de la genética se han debido a la creciente utilización de los microorganismos como material experimental. Por consiguiente, a lo largo de todo el libro hemos introducido gran cantidad de material nuevo sobre los hongos inferiores, bacterias y virus, y hemos añadido un nuevo capítulo sobre las variedades de la reproducción sexual. Otra modificación de importancia es la [illegible] aplicación de las estadísticas a la genética, [illegible]n exposición de los métodos de pensamiento y modos de llegar a conclusiones sólidas.

La presente obra ha sido ilustrada totalmente de nuevo con la experta colaboración de Robert Demarest, uno de los principales ilustradores norteamericanos. Figura en el presente tomo un nuevo Apéndice sobre biometría y métodos de probabilidad debido al profesor Howard Levene, de la Universidad de Columbia.

Los ocho capítulos nuevos que figuran en esta edición abordan los siguientes temas: rasgos mendelianos simples en el hombre; genes letales, penetración y expresividad; el problema de la alimentación natural en el hombre, estudios de los gemelos y mutación inducida; cruzamiento, autofecundación y heterosis; variedades de reproducción sexual; elementos del sistema genético, con exposición del pseudoalelismo y la relación de genes unidos en loci complejos; organización del material genético con exposición de las relaciones existentes entre los ele[illegible]os estr[illegible] y las unidades genéticas, incluyendo, modelos de réplica de los elementos (Watson Crick).

Un volumen de 23 x 17 cm, 584 páginas, [illegible] grabados.

Escaneado con CamScanner

OBRAS DE ESTA MISMA COLECCION

Volúmenes encuadernados en tela con sobrecubierta

ZOOLOGIA GENERAL
Por Tracy I. Storer y Robert L. Usinger
Un volumen 28 x 17 cm, 1.004 páginas, 596 grabados

BIOLOGIA
Por Paul B. Weisz
Un volumen 28 x 17 cm, 696 páginas, 300 grabados

ELEMENTOS DE ECOLOGIA
Por George L. Clarke
Un volumen 28 x 17 cm, 616 páginas, 196 grabados

INTRODUCCION A LA BIOQUIMICA
Por F. Haurowitz
Un volumen 23 x 17 cm, 500 páginas, 58 grabados

ANATOMIA VEGETAL
Por K. Esau
Un volumen 23 x 17 cm, 730 páginas, 268 grabados

EL HOMBRE EN EL MUNDO PRIMITIVO
Introducción a la Antropología
Por E. Adamson Hoebel
Un volumen 23 x 17 cm, 728 páginas, 155 grabados

PRINCIPIOS DE GENETICA
Por E. W. Sinnot, L. C. Dunn, Th. Dobzhansky
Un volumen 23 x 17 cm, 584 páginas, muy ilustrado

BIOQUIMICA GENERAL
Por Joseph S. Fruton y Sofia Simmonds
Un volumen 23 x 17 cm, 1.100 páginas, muy ilustrado

LOS HOMBRES PREHISTORICOS
Por G. H. R. von Koenigswald
Un volumen 22 x 15 cm, 208 páginas, 50 ilustraciones

GUIA DE CAMPO DE LAS AVES DE ESPAÑA Y DE EUROPA
Por Peterson, Mountfort y Hollom
Un volumen 19 x 11 cm, 390 páginas con 400 mapas y 30 láminas color

EVOLUCION, PROCESO Y RESULTADO
Por Edward O. Dodson
Un volumen 23 x 17 cm, 426 páginas, 113 ilustraciones

TRATADO DE BOTANICA
Por J. Ben Hill, Lee O. Overbolts, Henry W. Popp y Alvin R. Grove Jr.
Un volumen 23 x 17 cm, 728 páginas, 422 ilustraciones

ANATOMIA COMPARADA
Por William Montagna
17 cm, 400 páginas, muy ilustrado

MAN[illegible] ENTOMOLOGIA
[illegible]bert H. Ross
450 páginas, muy ilustrado

EDICION[illegible]MEGA - Casanova, 2[illegible]ARCELONA 11

R. G. M. - INSTITUTO DE ARTE GRAFICO - BARCELONA - 12

Escaneado con CamScanner